Ioan BURZO
Simion TOMA
Aurelia DOBRESCU
Livia UNGUREAN
Victor ȘTEFAN

FIZIOLOGIA PLANTELOR DE CULTURĂ

Vol. 2

Fiziologia culturilor de câmp

ȘTIINȚA

BCU IAȘI CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

BIBL. CENTR. UNIV.
M. „EMINESCU" IAȘI
BIOLOGIE
III - 11.391

BCU IAȘI/CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

BCU IASI/CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

BCU IASI/CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

Ioan Burzo, Simion Toma,
Aurelia Dobrescu, Livia Ungurean, Victor Ştefan

Fiziologia plantelor de cultură

Vol. 2

Fiziologia culturilor de câmp

220900
B.C.U. - IASI

Chişinău
Întreprinderea Editorial-Poligrafică *Ştiinţa*
1999

BCU IASI/CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

CZU 633:581.1

51.574
B.C.U. „M. EMINESCU" IAŞI
BIOLOGIE
6 MAR 2000

Ediţia de faţă este rodul unei colaborări a savanţilor şi profesorilor de la Universitatea de Ştiinţe Agronomice şi Medicină Veterinară din Bucureşti, România, şi de la Institutul de Fiziologie a Plantelor al Academiei de Ştiinţe a Republicii Moldova.

Lucrarea apare cu sprijinul financiar al Băncii Mondiale, al Fundaţiei SOROS-MOLDOVA *şi al Uniunii Societăţilor Tehnico-Ştiinţifice din Moldova*

© Ioan Burzo, Simion Toma, Aurelia Dobrescu, Livia Ungurean, Victor Ştefan, 1999
© Coperta: Oleg Beşliu, 1999

ISBN 9975-67-146-2

BCU IASI/CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

Cuprins

Capitolul 1. ZEA MAYS L. (PORUMBUL) 6
1.1. Fiziologia germinării cariopselor de porumb 6
1.2. Fiziologia creşterii plantelor de porumb 14
1.3. Procesul de dezvoltare la plantele de porumb 36
1.4. Transportul şi depozitarea substanţelor de rezervă în cariopse 43
Bibliografie 53
Capitolul 2. TRITICUM Spp. (GRÂUL) 62
2.1. Fiziologia germinării cariopselor de grâu 62
2.2. Creşterea plantelor de grâu 72
2.3. Procesul de dezvoltare la plantele de grâu 91
2.4. Transportul şi acumularea asimilatelor 96
Bibliografie 104
Capitolul 3. ORYZA SATIVA L. (OREZUL) 110
3.1. Fiziologia germinării cariopselor de orez 110
3.2. Creşterea plantelor de orez 113
3.3. Procesul de dezvoltare la plantele de orez 121
3.4. Transportul şi depozitarea asimilatelor 124
Bibliografie 129
Capitolul 4. PISUM SATIVUM L. (MAZĂREA) 134
4.1. Fiziologia germinării seminţelor 134
4.2. Fiziologia creşterii plantei de mazăre 144
4.3. Procesul de dezvoltare 158
4.4. Distribuţia substanţelor în plantele de mazăre 164
4.5. Depozitarea substanţelor de rezervă în seminţe 165
Bibliografie 173
Capitolul 5. PHASEOLUS VULGARIS L. (FASOLEA) 180
5.1. Fiziologia germinării seminţelor 180
5.2. Fiziologia creşterii plantulelor 186
5.3. Fiziologia dezvoltării la plantele de fasole 198
Bibliografie 203
Capitolul 6. HELIANTHUS ANNUUS (FLOAREA-SOARELUI) 208
6.1. Fiziologia germinării seminţelor de floarea-soarelui 208
6.2. Fiziologia creşterii florii-soarelui 212
6.3. Fiziologia dezvoltării plantelor de floarea-soarelui 227
6.4. Translocarea substanţelor fotosintetizate 229
6.5. Depozitarea substanţelor de rezervă 230
Bibliografie 235
Capitolul 7. GLYCINE MAX (L.) *Merr.* (SOIA) 239
7.1. Fiziologia germinării seminţelor 239
7.2. Fiziologia creşterii plantei de soia 244
7.3. Fiziologia dezvoltării plantelor de soia 264
7.4. Translocarea substanţelor de rezervă 267

7.5. Depozitarea substanţelor de rezervă 270
Bibliografie 276

Capitolul 8. RICINUS COMMUNIS L. (RICINUL) 284
8.1. Fiziologia germinării seminţelor 284
8.2. Fiziologia creşterii plantulei 287
8.3. Fiziologia dezvoltării la ricin 290
Bibliografie 293

Capitolul 9. BRASSICA NAPUS L. (RAPIŢA) convar. *napus* (var. *oleifera Moemch) Detite* var. *annua Metzger* – colza de primăvară var. *biennis Metzger* – colza de toamnă 295
9.1. Fiziologia germinării seminţelor 295
9.2. Creşterea plantelor de rapiţă 297
9.3. Repausul vegetativ 304
9.4. Fiziologia procesului de dezvoltare 305
9.5. Transportul şi depozitarea asimilatelor 310
Bibliografie 316

Capitolul 10. GOSSYPIUM Spp. L. (BUMBACUL) 321
10.1. Fiziologia germinării seminţelor 321
10.2. Fiziologia creşterii plantelor de bumbac 323
10.3. Translocarea substanţelor în plantele de bumbac 331
10.4. Fiziologia dezvoltării plantelor de bumbac 332
Bibliografie 338

Capitolul 11. LINUM USITATISSIMUM L. (INUL) 342
11.1. Fiziologia procesului de germinare 342
11.2. Fiziologia creşterii plantulei 344
11.3. Fiziologia dezvoltării inului 350
Bibliografie 351

Capitolul 12. *CANNABIS SATIVA* L. (CÂNEPA) 353
12.1. Fiziologia germinării seminţelor 353
12.2. Fiziologia creşterii plantei de cânepă 353
12.3. Fiziologia procesului de dezvoltare la plantele de cânepă 355
Bibliografie 356

Capitolul 13. NICOTIANA TABACUM ŞI *N. RUSTICA* L. (TUTUNUL) 357
13.1. Fiziologia germinării seminţelor 357
13.2. Fiziologia creşterii plantei de tutun 359
13.3. Fiziologia procesului de dezvoltare la *Nicotiana* 370
Bibliografie 376

Capitolul 14 BETA VULGARIS, VAR. *ALTISSIMA* L. (SFECLA DE ZAHĂR) 380
14.1. Fiziologia germinării seminţelor de sfeclă de zahăr 380
14.2. Fiziologia creşterii plantei de sfeclă de zahăr 382
14.3. Transportul asimilatelor 392
14.4. Fiziologia depozitării asimilatelor 393

14.5. Fiziologia procesului de dezvoltare 398
Bibliografie 399
Capitolul 15. SOLANUM TUBEROSUM L. (CARTOFUL) 402
15.1. Fiziologia încolţirii tuberculilor 402
15.2. Fiziologia creşterii plantei de cartof 408
15.3. Fiziologia formării recoltei 414
15.4. Repausul vegetativ 424
15.5. Fiziologia postrecoltă a tuberculilor 427
15.6. Deprecieri calitative de natură fiziologică ale tuberculilor 434
Bibliografie 441

BCU IASI/CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

Capitolul 1
ZEA MAYS L. (PORUMBUL)

Procesele fiziologice care se desfăşoară pe parcursul perioadei de germinare a seminţelor şi în timpul creşterii şi dezvoltării plantelor de porumb au o influenţă deosebită asupra producţiei şi calităţii acesteia. Cunoaşterea acestor procese şi a modului cum pot fi influenţate constituie un sprijin real pentru inginerii tehnologi, în vederea creşterii producţiei şi pentru îmbunătăţirea calităţii acesteia.

1.1. Fiziologia germinării cariopselor de porumb

Cariopsele reprezintă fructele indehiscente ale plantelor de porumb, care au sămânţa strâns lipită de pericarp (*Fig. 1.1.*).

Cariopsele de porumb nu au o perioadă caracteristică de repaus vegetativ şi din această cauză, ajunse la maturitate, pot germina chiar şi în perioada ce precede recoltarea, dacă au condiţii prielnice de temperatură şi umiditate. Pe parcursul procesului de germinare se diferenţiază trei etape distincte: imbibiţia, creşterea heterotrofă şi răsăritul.

În timpul primei etape, care durează câteva ore, apa pătrunde prin punctul de inserţie a cariopselor, printr-un proces de difuziune, determinând hidratarea prin imbibiţie a amidonului şi a substanţelor proteice din endosperm şi scutelum (*Fig. 1.2.*). Ca ur-

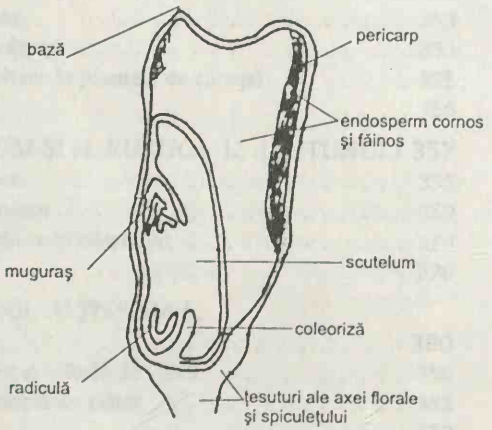

Fig. 1.1. Structura cariopsei de porumb

mare a acestui proces masa medie a cariopselor creşte cu 44,8 % în primele 24 de ore şi cu 9,5 % în următoarele 24 de ore.

În cariopsele imbibate are loc hidroliza amidonului din ţesutul separator, în prezenţa hidrolazelor biosintetizate, în epiderma dorsală a scutelumului (Bourdu, 1992). Ţesutul separator, denumit şi strat fibros, se găseşte între scutelum şi endosperm, asigurând coeziunea acestora şi este alcătuit din celule deformate care conţin granule de amidon.

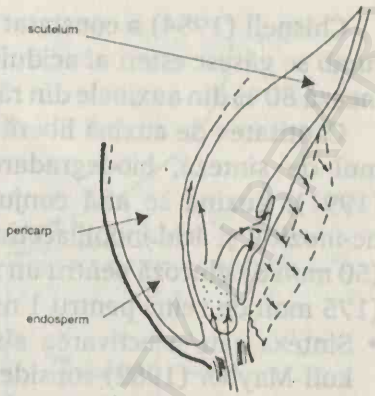

Fig. 1.2. Migrarea apei şi creşterea în volum a cariopselor de porumb, la începutul imbibiţiei (Bourdu, 1991)

Epiderma dorsală a scutelumului reprezintă locul de tranzit spre embrion al compuşilor rezultaţi din hidroliza substanţelor de rezervă din endosperm, iar celulele care o alcătuiesc conţin numeroşi sferozomi. Imbibiţia este însoţită de alungirea şi creşterea volumului acestor celule, de dispariţia sferozomilor şi în final printre celule se formează canale care conţin substanţe mucilaginoase care se consideră că au rol în transportul apei de imbibiţie. Treptat acest ţesut intermediar dispare, rezultând astfel un spaţiu liber care va fi ocupat de apa de imbibiţie.

Presiunea generată de imbibiţia substanţelor coloidale determină boltirea pericarpului din zona embrionului, ceea ce facilitează fisurarea acestuia în dreptul coleorizei, admisia apei, schimbul de gaze şi ieşirea radicelei prin fisuri, urmată de apariţia tulpiniţei protejată de coleoptil.

Pe parcursul **etapei a doua** a procesului de germinare, embrionul are o **nutriţie heterotrofă**, utilizându-se în acest scop substanţele de rezervă depuse în scutelum şi endosperm. Bourdu (1991) a precizat că pe parcursul acestei perioade au loc următoarele procese :

- Sinteza sau/şi activarea **sistemului hormonal**. Substanţele inhibitoare de creştere, reprezentate de acidul abscisic, manifestă o scădere cantitativă (Bewley şi Black, 1982), în timp ce giberelinele, implicate în biosinteza enzimelor, şi auxinele, şi citochininele, implicate în procesul de creştere, evidenţiază o acumulare.

Chisnell (1984) a constatat că în endospermul cariopselor de porumb se găsesc esteri ai acidului indolilacetic cu inozitolul, care formează 80 % din auxinele din rădăcinile tinere, crescute la întuneric.

Cantitatea de auxină liberă din cariopse variază în funcţie de ritmul de sinteză, biodegradare şi conjugare. După Leverone ş.a. (1991), auxina se află conjugată sub formă de: acid indolilacetic-inozitol şi acid indolilacetic-arabinozid sau conjugată cu glucanii (50 moli de glucoză pentru un mol de acid indolilacetic), sau cu zeina (175 moli de zeină pentru 1 mol de acid indolilacetic).

- Sinteza sau/şi activarea **sistemului enzimatic.** Mayer şi Poljakoff-Mayber (1982) consideră că cele mai multe enzime implicate în biodegradarea substanţelor de rezervă din cariopse se biosintetizează " de novo", dar unele dintre acestea pot fi active pe parcursul perioadei de repaus sau sunt legate de diferiţi constituenţi de unde pot fi eliberate în această etapă.

Cariopsele de porumb aflate în repaus vegetativ conţin β-amilaze în stare activă care se sintetizează în endosperm. Biodegradarea amidonului din endosperm se datoreşte însă în proporţie de 90 % activităţii α-amilazelor care sunt biosintetizate în scutelum, de unde sunt transportate în endosperm (Dure, 1960).

Pe parcursul perioadei de germinare a cariopselor de porumb se constată modificări în activitatea a numeroase enzime. Astfel, determinările efectuate au evidenţiat că după 7 zile de imbibiţie a cariopselor are loc creşterea de 7 ori a activităţii catalazei, după care s-a constatat o diminuare lentă a acesteia. Activitatea peroxidazelor a prezentat uşoare fluctuaţii faţă de valoarea medie, în timp ce activitatea polifenoloxidazei nu a fost identificată în prima zi după imbibiţie şi a prezentat valoarea maximă după 11 zile. În opoziţie, activitatea ascorbinoxidazei are cele mai mari valori în primele două zile de la imbibiţie, după care scade până la zero (Dobrescu şi Chihaia, 1994).

- Ca urmare a activităţii enzimelor hidrolitice are loc **hidroliza substanţelor de rezervă**, compuşii rezultaţi fiind utilizaţi pentru creşterea embrionului şi pentru producerea de energie biochimică, necesară proceselor de biosinteză.

Principala substanţă de rezervă o reprezintă amidonul care este depozitat în parenchimul amilifer al endospermului. Această substanţă este hidrolizată în prezenţa α-amilazei la maltoză şi glucoză şi în prezenţa β-amilazei la maltoză, care la rândul ei este hidrolizată în prezenţa maltazei, la glucoză.

Ritmul de hidroliză a amidonului şi de formare a glucidelor solubile în cariopsele de porumb este mai redus la temperatura de 10–15 °C, datorită influenţei temperaturii asupra activităţii amilazelor şi creşte conform legii lui van' Hoff. Acumularea glucidelor solubile în endosperm şi în scutelum generează potenţialul osmotic care determină absorbţia apei după încetarea procesului de imbibiţie. Substanţa uscată are un ritm de acumulare ce variază în funcţie de temperatură şi durata germinării, cum rezultă din *figura 1.3.*

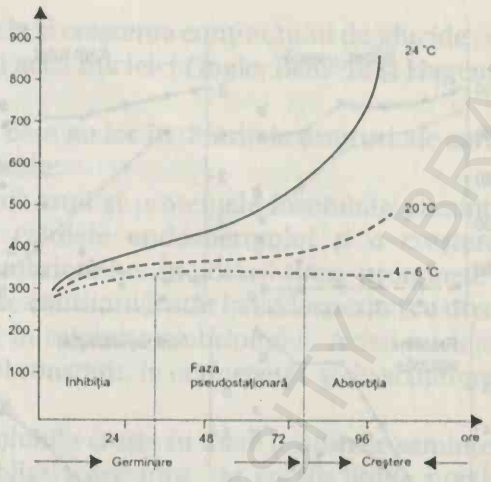

Fig. 1.3. Evoluţia substanţei uscate proaspete în timpul germinării cariopselor, în funcţie de temperatură şi durată (Jennette, 1991)

Substanţele pectice, depozitate în stratul celulelor cu aleuronă, sunt hidrolizate pe parcursul procesului de germinare a seminţelor, ceea ce determină creşterea conţinutului în proteine solubile şi în special de aminoacizi. Dintre aminoacizi, în endosperm predomină prolina, iar în embrion predomină glutationul (Rauser ş.a., 1991).

- Compuşii solubili rezultaţi din hidroliza substanţelor de rezervă sunt **translocaţi** de la celulă la celulă, prin plasmodesme, pe cale simplasmică sau pe cale apoplasmică prin spaţiile libere dintre microfibrilele celulozice din pereţii celulari. Glucoza formată prin hidroliza amidonului este transportată din endosperm, pe aceste căi, până la scutelum. Edelman ş.a. (1959) au precizat că glucoza este convertită la zaharoză în scutelum, după care aceasta din urmă este transportată spre embrion. Datorită acestui fapt, scutelumul are un conţinut redus de glucoză şi mai ridicat de zaharoză.

Procesul de biosinteză a zaharozei este complex, în prima etapă glucoza fiind fosforilată în poziţia 6, în prezenţa ATP-ului şi a unei fosforilaze. O parte din glucozo-6-fosfatul format este convertit în fructozo-6-fosfat şi o altă parte, în glucozo-1-fosfat. Glucozo-1-fosfatul este convertit în uridin difosfoglucoză, în prezenţa uri-

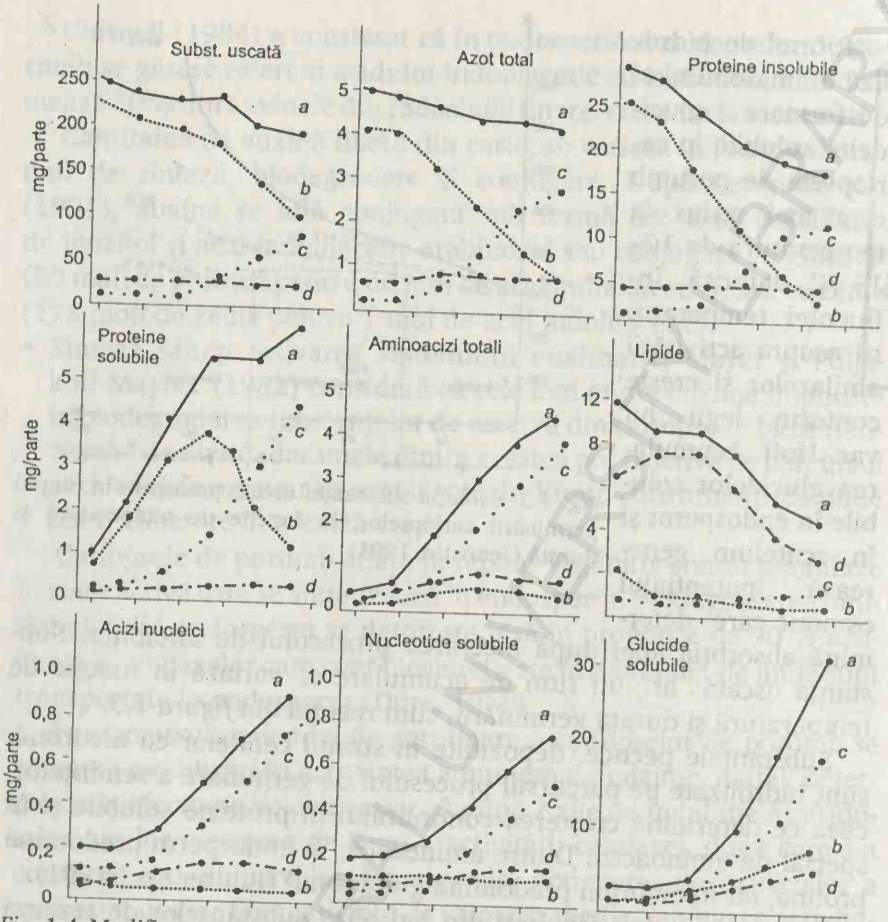

Fig. 1.4. Modificarea unor componente chimice din cariopsele de porumb în timpul încolţirii: a — cariopsă întreagă; b — endosperm; c — tulpiniţă; d — scutelum (Ingle ş.a., 1964)

din trifosfatului. În final uridin difosfoglucoza este condensată cu fructozo-6-fosfatul, rezultând zaharoza.

Transportul glucidelor solubile se realizează prin difuziune, de la concentraţiile mai mari din celulele endospermului spre concentraţiile mai mici din celulele embrionului, datorate utilizării permanente în procesele de creştere şi în producerea de energie.

- Pe parcursul procesului de germinare a cariopselor de porumb au loc numeroase **modificări biochimice** care sunt ilustrate în graficele din *figura 1.4.* Pe parcursul a 120 de ore de la imbibiţia cariopselor are loc scăderea conţinutului în substanţă uscată, lipide, azot

total şi proteine insolubile şi creşterea conţinutului de glucide solubile, proteine solubile şi acizi nucleici (Ingle, Beevers şi Hageman, 1964).

Analizând modificările care au loc în diferitele ţesuturi ale cariopselor, se remarcă următoarele:

Substanţa uscată, azotul total şi proteinele insolubile prezintă o diminuare cantitativă în celulele endospermului şi o creştere a conţinutului în tulpiniţa embrionului. În acelaşi timp, proteinele solubile evidenţiază o creştere cantitativă atât în endosperm (cu un maximum după 3 zile), cât şi în tulpiniţa embrionului. Acizii nucleici şi nucleotidele rămân la nivel constant, în endosperm şi în scutelum, şi se acumulează în tulpiniţă.

Conţinutul în glucide solubile creşte în toate ţesuturile seminţelor după 48 de ore de la imbibiţia acestora, iar cel de lipide prezintă scăderi numai în cazul scutelumului. În general, cele mai mici modificări ale componenţilor biochimici celulari se produc în scutelum.

Acizii: malic, citric şi aconitic se sintetizează şi se acumulează pe parcursul procesului de germinare a seminţelor, dar ceilalţi compuşi intermediari ai ciclului Krebs se găsesc în cantităţi mici (Duperon, 1958).

- Compuşii simpli care au rezultat din biodegradarea substanţelor de rezervă sunt utilizaţi pentru **biosinteza compuşilor organici cu rol plastic**. Zaharoza translocată din scutelum, în celulele embrionului, este hidrolizată la glucoză şi fructoză, care sunt utilizate pentru biosinteza celulozei, hemicelulozelor şi a substanţelor pectice, sau sunt biodegradate în continuare prin ciclul glicolitic până la acid piruvic. Acest acid, cât şi alţi acizi organici rezultaţi din ciclul Krebs pot fi utilizaţi pentru sinteza aminoacizilor, care la rândul lor sunt folosiţi pentru biosinteza proteinelor. În acest scop pot fi utilizaţi şi aminoacizii rezultaţi din hidroliza proteinelor depozitate în celulele cu aleuronă, în final rezultând proteine structurale (citoplasmatice, elastină, actino-miozină etc.) sau proteine active (enzime).

Acidul piruvic poate fi decarboxilat la acetil CoA, care este utilizată pentru biosinteza acizilor graşi, iar aceştia, la rândul lor, formează împreună cu glicerolul lipide, care intră în compoziţia membranelor plasmatice.

Refacerea structurii membranelor plasmatice, deteriorate pe parcursul perioadei de repaus vegetativ, constituie unul din primele procese care au loc în seminţele hidratate. Acest fapt este pus în evi-

denţă de viteza cu care electroliţii din celule pot ieşi la exterior (*electrolyt leackage*). Determinările efectuate au evidenţiat că cele mai mari valori şi deci cea mai mare permeabilitate a membranelor plasmatice se află la seminţele în repaus. În primele două zile după imbibiţie, permeabilitatea membranelor plasmatice scade de aproximativ 2 ori, ceea ce indică refacerea structurii lor, după care se constată o uşoară creştere (Dobrescu şi Chihaia, 1994).

Energia biochimică necesară pentru procesele de biosinteză este produsă în procesul de respiraţie. Circa 40 % din energia rezultată din acest proces se acumulează în legăturile macroergice ale ATP-ului, fiecare legătură înglobând 30 kJ. Restul de 60 % din energie se elimină în mediul ambiant sub formă de căldură, cunoscută şi sub denumirea de căldură de germinare.

Intensitatea procesului de respiraţie a seminţelor de porumb creşte pe parcursul procesului de germinare de la 0,09 mg CO_2/kg/h la 280 mg CO_2/kg/h. Analizând dinamica acestui proces, se remarcă o intensificare după prima zi de imbibiţie. În ziua a doua intensitatea acestui proces rămâne aproape constantă, fapt ce este pus pe seama insuficienţei oxigenului, care pătrunde cu dificultate prin pericarp. Presiunea de imbibiţie generată în seminţele umectate determină ruperea pericarpului, ceea ce facilitează penetrarea oxigenului în cariopse şi intensificarea procesului de respiraţie (*Fig. 1.5.*). În continuare intensitatea procesului de respiraţie scade lent, pe măsură ce plantulele avansează în maturitate.

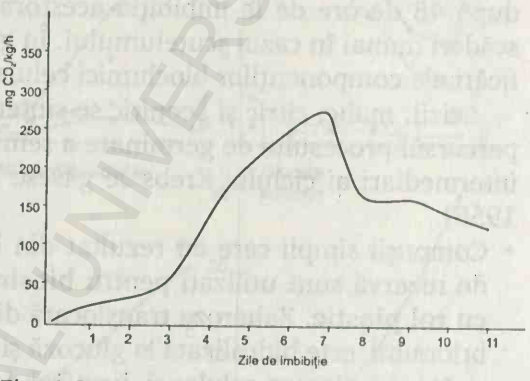

Fig. 1.5. Intensitatea procesului de respiraţie a cariopselor de porumb

În condiţiile lipsei oxigenului (exces de apă în sol), biodegradarea glucidelor are loc pe cale anaerobă. În aceste condiţii se produce scăderea activităţii enzimei finale a procesului de respiraţie: a citocromoxidazei (Hagemann şi Flescher, 1960). Concomitent se produce modificarea expresiei genelor, ceea ce determină sinteza ARNm ce codifică biosinteza alcool dehidrogenazei în scutelumul şi tulpiniţa embrionului şi a lactat dehidrogenazei. Ca urmare a activităţii

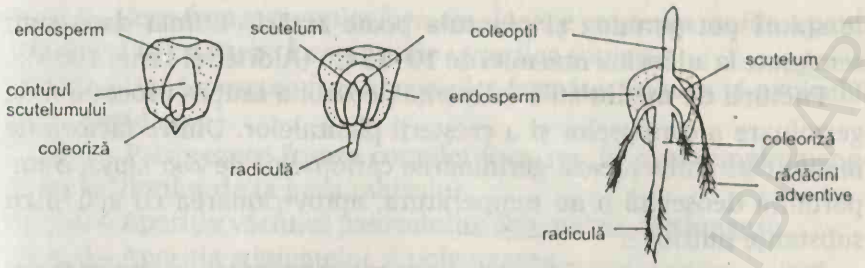

Fig. 1.6. Germinarea cariopselor de porumb

acestor enzime se produce şi se acumulează alcoolul etilic şi acidul lactic.

- Biosinteza şi acumularea ciclinelor şi a citochininelor stimulează procesul de **diviziune a celuleor embrionului**, iar biosinteza şi acumularea auxinei şi a expansinelor stimulează procesul de extensie celulară.

După 24 ore de la imbibiţia cariopselor, concentraţia în auxine este de 4,505 mg/kg. Auxina din endosperm este transportată spre tulpiniţă sub formă de esteri, care sunt convertiţi în auxine (Epstein ş.a., 1980).

Mayer şi Poljakoff-Mayber (1982) au precizat că procesul de creştere a embrionului cariopselor de porumb se datoreşte în prima etapă extensiei celulelor coleorizei şi numai ulterior are loc diviziunea celulară. Ca urmare a diviziunii şi creşterii celulelor embrionului, rădăcina penetrează prin crăpăturile pericarpului şi pătrunde în sol. Rădăcina îşi continuă creşterea în sens geotrop pozitiv, în timp ce tulpiniţa, protejată de coleoptil, creşte geotrop negativ.

Răsărirea plantulelor de porumb este facilitată de creşterea mezocotilului, format între locul de iniţiere al scutelumului şi al coleoptilului. Creşterea redusă a axei hipogee împiedică ieşirea cotiledonului la suprafaţa solului. Ca urmare acesta rămâne în sol, este lipsit de cloroplaste şi este neasimilator (*Fig. 1.6.*). În momentul în care planta a răsărit şi are 4 frunze, după Deleens ş.a. (1987), sau 3–5 frunze, după Gay ş.a. (1991), se consideră că a achiziţionat o oarecare independenţă faţă de rezervele din cariopsă, trecându-se la nutriţia autotrofă.

Dimensiunile embrionului şi rezervele mari de substanţe nutritive depozitate în endosperm permit pentru unele soiuri răsărirea şi în cazul semănatului la adâncimi mari (45 cm). Cariopsele celor mai mul-

te soiuri pot germina şi plantula poate răsări numai dacă sunt semănate la adâncimi mai mici de 10–15 cm (Aldrich şi Leng, 1966).

Factorii de mediu au o influenţă deosebită asupra procesului de germinare a cariopselor şi a creşterii plantulelor. Dintre factorii de mediu care influenţează germinarea cariopselor de *Zea mays*, o importanţă deosebită o au temperatura, aprovizionarea cu apă şi cu substanţe nutritive.

Temperatura minimă necesară pentru germinarea cariopselor variază între 8 şi 10 °C, temperatura optimă de germinare are valorile cuprinse între 32 şi 35 °C, iar cea maximă între 40 şi 44 °C. Alternanţa de temperatură de 14/4 °C zi şi noapte are efect stimulator asupra procesului de creştere până în faza de trei frunze, după care efectul este depăşit de alternanţa de temperatură de 20/10 °C. Rezultă deci că procesul de creştere a plantulelor este mai sensibil la temperaturile coborâte, la începutul fazei autotrofe, comparativ cu faza heterotrofă.

Prezenţa azotului nitric în concentraţie de 2,4 g N/l soluţie nutritivă întârzie procesul de germinare cu 1–2 zile, în cazul în care temperatura este de 20 °C (Girardin şi George, 1991), şi cu 12 zile, dacă temperatura este de 9,6 °C.

Lumina roşie determină scăderea conţinutului de auxine din celulele epidermei mezocotilului, reducând creşterea întregului mezocotil (Jones ş.a., 1991). Scăderea conţinutului în auxine se datoreşte, probabil, modificării ritmului de transport al acestui hormon vegetal prin partea iluminată a tulpinii.

1.2. Fiziologia creşterii plantelor de porumb

Pe parcursul procesului de creştere şi dezvoltare a plantelor de porumb se pot delimita 11 faze fenologice, din care 5 pentru etapa vegetativă şi 6 pentru cea generativă. După Muntean ş.a. (1995), aceste faze sunt notate astfel:

0 – Germinare–răsărire.

0,5 – Două frunze complet formate.

1,0 – Patru frunze complet formate. Începe procesul de iniţiere a paniculului, de formare a tuturor frunzelor şi a mugurilor ştiuleţilor.

1,5 – Şase frunze complet formate. Se formează mugurii viitorilor ştiuleţi la nodurile situate sub suprafaţa solului.

2,0 – Opt frunze complet formate.

2,5 – Zece frunze complet formate. Începe creşterea rapidă a paniculului şi iau naştere formaţiunile viitorilor ştiuleţi.

3,0 – Douăsprezece frunze complet formate. Tulpina şi paniculul cresc rapid.

3,5 – Paisprezece frunze complet formate. Începe alungirea stigmatelor florilor de la baza rahisului.

4,0 – Apariţia vârfului paniculului. Stigmatele se alungesc.

5,0 – Apariţia stigmatelor şi polenizarea.

6,0 – Începutul umplerii cariopselor.

7,0 – Maturitatea în lapte.

8,0 – Maturitatea în lapte-ceară.

9,0 – Maturitatea în pârgă-ceară.

10,0 – Maturitatea fiziologică.

Procesul de creştere a plantelor de porumb este stimulat sub acţiunea hormonilor stimulatori. Citochininele stimulează procesul de diviziune celulară, în timp ce auxina stimulează extensia celulară. Auxina se sintetizează în zonele subapicale, în cazul rădăcinii la 5,0–7,5 mm de apex (Koshiba ş.a., 1995). Evans şi Poething (1995) au constatat că giberelinele stimulează faza de vegetaţie şi cea reproductivă în mod inegal. Mander ş.a. (1996) menţionează că până în prezent au fost identificate 99 gibereline. Dintre acestea GA_1, GA_3 şi GA_5 stimulează extensia tulpinii de porumb (Spray ş.a., 1996), ele fiind de 10 ori mai active comparativ cu GA_{20}.

Rădăcina principală embrionară se formează din radicula embrionului, iar alte 2–3 rădăcini se formează la nivelul nodului scutelar. Tulpiniţa embrionului sau axul hipocotil, cuprins între radiculă şi locul de inserţie a scutelumului, prezintă o creştere redusă, determinând rămânerea în sol a cotiledoanelor. În hipocotil îşi au originea cele 3–5 rădăcini adventive primare, care împreună cu rădăcina principală embrionară au o existenţă temporară (Zanoschi şi Toma, 1985).

Vercesi ş.a. (1991) au constatat că mitocondriile din celulele hipocotilului de porumb pot acumula calciul printr-un transport dependent tiol-fosfat, ceea ce are drept consecinţă intensificarea procesului de respiraţie, eliminarea protonilor şi scăderea potenţialului transmembranal.

Răsărirea plantulelor de porumb, respectiv apariţia la suprafaţa solului a mugurăşului protejat de coleoptil, este facilitată de formarea axului mezocotil, între locul de inserţie a scutelumului şi a coleoptilului, a cărui însuşire caracteristică este capacitatea de a

prezenta creşteri variate în funcţie de adâncimea la care se află cariopsa.

Rădăcinile adventive se formează la baza internodurilor, prin dediferenţierea celulelor din parenchimul subcortical, care intră în faza de diviziune şi formează primordii în formă de con. Timpul scurs între formarea rădăcinilor pe două internoduri succesive este în jur de 2 filocroni (Picard ş.a., 1985). Numărul rădăcinilor adventive este variabil în funcţie de genotip şi de condiţiile de mediu. Astfel, numărul rădăcinilor care se formează pe internodurile 2–5 este egal cu numărul de iniţii diferenţiate, în timp ce rădăcinile formate pe internodurile 6–8 sunt mai puţine decât iniţiile diferenţiate şi sunt dependente de condiţiile ambiante (Pellerin şi Tardin, 1991).

Rădăcinile adventive primare sunt formate dintr-o parte bazală neramificată, cu lungimea de 2,4–5,3 cm şi o parte apicală, ramificată, cu lungimea de 10–19 cm (Jordan ş.a., 1992). Numărul rădăcinilor secundare este dependent de nivelul de inserţie şi variază între 6,5 rădăcini/cm^2, pentru internodul 2, şi 16,0 rădăcini/cm^2, pentru internodul 7. De asemenea, s-a constatat că numărul de ramificaţii scade pe măsură ce rădăcinile pătrund în profunzimea solului.

Observaţiile efectuate de Pellerin şi Tardieu (1991), la 5 hibrizi de porumb, au evidenţiat că rădăcinile adventive sunt prezente în medie la 6,8–7,8 internoduri, iar numărul mediu al rădăcinilor adventive de la un internod este de 4,04.

Numărul de rădăcini care se formează este influenţat de factorii climatici şi agrotehnici. Cercetările efectuate de Pellerin şi Tardieu (1991) au precizat că tehnicile culturale au influenţat numărul de rădăcini adventive formate la internodurile 6–8. Cel mai mare număr de rădăcini s-a realizat la varianta cu 8 plante/m^2 şi cu 14 g N/m^2 (*Fig. 1.7.*), precum şi în regimul de temperatură de 28 °C ziua şi 14 °C noaptea.

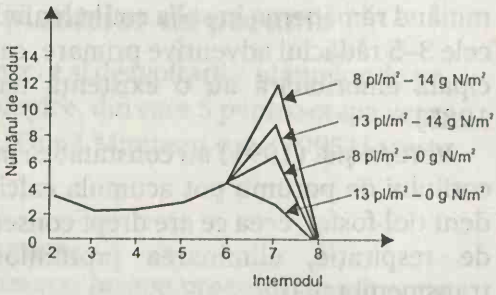

Fig. 1.7. Numărul mediu de rădăcini la un internod, pentru două densităţi de semănat şi două niveluri de fertilizare (Pellerin şi Tardien, 1991)

Diametrul rădăcinii este determinat de circumferinţa bazei internodului din care provine. Fiindcă rădăcinile nu au un strat cambial de ce-

lule, diametrul acestora este dependent de factorii care influenţează creşterea timpurie a plantei (Ohlrogge, 1958) şi constă în special în creşterea numărului de fascicule conducătoare. Astfel, la rădăcinile aeriene s-au identificat 40 de fascicule conducătoare.

Rădăcinile plantelor de porumb pot pătrunde până la adâncimea de 2,5–5,0 m, dar marea majoritate a acestora se formează în straturile superioare ale solului. Sistemul radicular al unei plante explorează circa 6 m^3 de sol.

Numărul perişorilor absorbanţi de pe o suprafaţă de 1 mm^2 este de 420 bucăţi. Absorbţia apei şi a substanţelor minerale are loc preponderent prin aceste celule specializate, absorbţia prin celulele rizodermei fiind blocată, în fazele mai avansate de maturitate, de formarea exodermei (Enstone şi Peterson, 1992).

Transportul apei prin celulele corticale este predominant apoplasmic, conductibilitatea hidrică a pereţilor celulelor rădăcinii fiind de $0,3–6,0 \cdot 10^{-9}$ m/s/MPa, în timp ce prin membranele celulare este doar de $1,9 \cdot 10^{-7}$ m/s/MPa (Zhu şi Stendle, 1991). Grupările carboxilice ($R–COO^-$) ale substanţelor care intră în constituţia pereţilor celulari au sarcini electrice negative, care reţin cationii şi acţionează ca o interfaţă pentru schimbul de cationi. După Keller şi Denel (1957), capacitatea de schimb cationic al substanţelor din rădăcinile de porumb este de 29 meq/100 g substanţă uscată.

Absorbţia şi transportul substanţelor minerale şi ale apei reprezintă cea mai importantă funcţie a rădăcinii. Cea de a doua funcţie importantă a rădăcinii o reprezintă metabolizarea unor compuşi absorbiţi din sol şi în principal a azotului nitric. Cercetările efectuate de Abutalybov şi Samedova (1979) au scos în evidenţă faptul că zona cea mai activă în reducerea nitraţilor o reprezintă cortexul. Astfel conţinutul în amoniu din celulele corticale a crescut la 1,53–2,05 mg/g substanţă uscată, după 60 de minute de încuibare a ţesuturilor într-o soluţie conţinând nitraţi. În aceleaşi condiţii experimentale, conţinutul de amoniu din celulele cilindrului central a variat între 0,31 şi 0,60 mg, iar în zona apicală a rădăcinii între 0,75 şi 1,67 mg/g. Acumularea dioxidului de carbon în sol a determinat intensificarea procesului de reducere a nitraţilor şi nitriţilor (Valk şi Lackson, 1984).

Formarea **micorizelor de tip vezicular-arbuscular** pe rădăcinile plantelor de porumb se realizează cu ciuperci din genul *Glomus*. Aceasta contribuie la creşterea substanţei uscate care se acumulează în plantele de porumb, creşterea lungimii rădăcinilor şi a frunzelor

(Clark şi Zeto, 1996). Micorizele intraradice formate cu *Glomus* au determinat acumularea în frunze a unei cantităţi mai mari de fier, fosfor şi zinc (Clark şi Zeto, 1996).

Bonfante ş.a. (1996) au constatat că celulele plantei-gazdă colonizate de ciuperci pot să aibă o altă expresie a genelor. Astfel, ciupercile micoritice *Glomus* versiforme şi *Gigaspora margarita* activizează transcripţia unei gene care codifică sinteza α-tubulinelor.

Creşterea rădăcinii are loc în sens geotrop pozitiv, datorită interacţiunii dintre transportul bazipetal al auxinei, transportul acropetal al acidului abscisic sintetizat în rădăcină şi prezenţei ionilor de calciu. Moore şi Smith (1984) au constatat însă că, blocând sinteza acidului abscisic cu fluridon, mişcarea geotrop pozitivă s-a realizat şi în lipsa acestui hormon. Lu ş.a. (1993) au constatat că lumina este esenţială pentru orientarea gravitropă a rădăcinilor de porumb, iar calciul mediază răspunsul la lumină, calmodulin calciu kinaza II acţionând ca un semnal în lanţul lumină – gravitaţie.

Temperatura rădăcinilor influenţează semnificativ nivelul hidric al ţesuturilor, cât şi procesul de creştere a plantelor, cu excepţia suprafeţei foliare (Frosard, 1985). Temperatura influenţează şi intensitatea procesului de respiraţie a rădăcinilor, iar nivelul respiraţiei de întreţinere şi al respiraţiei de creştere variază în funcţie de hibrid (Frosard, 1986), fiind în strânsă corelaţie cu nivelul producţiei (Frosard ş.a., 1991).

Efectul negativ al temperaturilor coborâte din sol se agravează în condiţiile unui conţinut scăzut de oxigen (Saligo, 1991). Inerţia termică relativ mare a solului împiedică însă existenţa unor oscilaţii mari de temperatură şi deci efectele negative ale acestora.

Creşterea rădăcinii în soluţie hidroponică, la temperatura de 5 °C a fost scăzută (0,02 mm/oră) comparativ cu cea realizată la temperatura de 20 °C (1,2 mm/oră).

Caracteristicile solului constituie un factor important pentru creşterea sistemului radicular. Ţerbea ş.a. (1994) au constatat că solurile cu grad mediu de compactare favorizează creşterea rădăcinilor de porumb, în timp ce solurile compacte reduc procesul de creştere a rădăcinilor şi acumulare a biomasei.

Nutriţia minerală influenţează nu numai creşterea rădăcinii, ci şi a întregii plante, în corelaţie cu cantităţile existente în sol.

Aplicarea calciului în concentraţie de 10–20 mmol, pe suprafaţa apexului (Takahashi ş.a., 1992), stimulează creşterea rădăcinii.

Celulele din rădăcinile plantelor de porumb expuse la carenţa de bor prezintă numeroase modificări ultrastructurale. Membrana nucleară are numeroase ivaginări, cromatina este condensată, cristele mitocondriale sunt mai mari, dar producerea de energie este mai redusă, complexul Golgi este înconjurat de numeroase vezicule indicând o activitate intensă, iar pereţii celulari sunt subţiaţi (Ignatov ş.a., 1984).

Carenţa de fier determină modificări ultrastructurale asemănătoare cu cele produse de bor. Celulele din rădăcină au membrana nucleară ivaginată, cromatina condensată, nucleolii de dimensiuni mici au zone electrontransparente. Mitocondriile sunt aproape complet lipsite de criste, au zone electrontransparente, ceea ce indică o activitate scăzută. Complexul Golgi are structura alterată şi prezintă vezicule golgiene de dimensiuni mari, nedetaşate de dictiozomi (Docheva ş.a., 1984).

Creşterea plantulelor de porumb timp de 38 zile, în condiţiile absenţei magneziului, a determinat scăderea conţinutului de fosfolipide, iar gradul de saturare a acizilor graşi din acestea a crescut (Grigorieva ş.a., 1979). Carenţa în magneziu stimulează suberificarea pereţilor celulari din rădăcină, care au de 3,5 ori mai mulţi compuşi alifatici şi de 3,8 ori mai mulţi compuşi aromatici (Poznelo ş.a., 1984).

Romero (1996) a constatat că acumularea zincului în rădăcină este afectată pozitiv în proporţie de 55 % de azot şi negativ în proporţie de 22 % de cupru. Acumularea fierului este dependentă în proporţie de 7 % de azot, 30 % de calciu şi în proporţie de 33 % de mangan.

Stresul salin (100 mmol Na Cl) reduce conductibilitatea hidrică a rădăcinilor plantelor de porumb, scăzând ritmul de creştere a acestora. Aplicarea la sol a calciului în concentraţie de 10 mmol compensează parţial acest efect (Azaieh şi Stendle, 1991).

Reglarea osmotică în condiţii de stres hidric sau salin se poate realiza cu participarea betainei (glicinbetainei), care se acumulează în aceste condiţii (Lernsa ş.a., 1991). Porumbul are capacitate moderată de acumulare a betainei (5–10 μmol/g subst. uscată), iar unele genotipuri nu sintetizează acest compus din lipsa unei gene specifice (Rhodes şi Rich, 1988).

Un rol important în transporul ionilor în celule îl au membranele plasmatice, ATP-aza din plasmalemă acţionând ca o pompă electrogenă de protoni. Palladina (1984) apreciază că funcţionarea pompei

de protoni din plasmalemă este dependentă, probabil, de fosfolipidele învecinate. Raportul lipide/proteine din plasmalema celulelor rădăcinii de porumb este 1,14, iar în compoziţia lipidelor a fost identificată: fosfatidilcolina (47,5 %), fosfatidiletanolamina (23,4 %), fosfatidilglicerolul (10,5 %) şi fosfatidilinozitolul (8,9 %). Fosfolipidele conţin 9 acizi graşi, dintre care ponderea o deţin acizii palmitic (47,5 %) şi linoleic (39,5 %), raportul dintre acizii saturaţi şi nesaturaţi fiind 1: 0,94.

Umiditatea solului este un factor determinant în creşterea rădăcinii. Umiditatea de 95 % din capacitatea de câmp, menţinută timp de o săptămână după răsărit, a determinat ca masa radiculară a plantei cu 5 frunze să fie mai mică (164 mg) comparativ cu plantele crescute la umiditatea de 60 % din capacitatea de câmp, la care masa radiculară a fost de 190 mg (Gay ş.a., 1991).

Excesul de umiditate determină fenomenul de *hipoxie,* care se caracterizează prin stimularea biosintezei şi acumulării etilenei în rădăcinile plantelor de porumb, autoliza celulelor şi formarea de aerenchimuri (Atwell ş.a., 1988). După He ş.a. (1996), etilena induce creşterea conţinutului de calciu intracelular, care este necesar pentru moartea celulelor şi formarea aerenchimurilor. Sachs ş.a. (1996) au constatat că anaerobioza determină blocarea sintezei proteinelor preexistente şi sinteza unor proteine noi de tranziţie, cu greutatea moleculară de aproximativ 33 kDa. După 90 de minute de hipoxie se biosintetizează aproximativ 20 de protein-enzime noi: alcool dehidrogenaza, aldolaza, enolaza, glucozofosfat izomeraza, gliceraldehid-3-fosfat dehidrogenaza, piruvat decarboxilaza, zaharozo sintetaza etc. Xiloglucanendotransglicozilaza, una dintre aceste protein-enzime, este implicată în procesele de hidroliză care determină formarea aerenchimurilor. Lipsa temporară a azotului şi a fosforului stimulează sensibilitatea la etilenă a unor celule corticale, contribuind astfel la formarea aerenchimurilor (He ş.a., 1992). Thomson şi Greenway (1991) au constatat că aerenchimurile formate în acest fel furnizează suficient oxigen pentru respiraţia celulelor corticale, dar nu şi pentru cele din cilindrul central. În zona centrală s-a determinat de 3,3 ori mai mult etanol comparativ cu ţesutul cortical, s-a constatat, de asemenea, acumularea alantoinei şi creşterea activităţii alcool dehidrogenazei şi piruvic decarboxilazei.

Excesul de apă în faza de 4 frunze a determinat acumularea radicalilor liberi în frunzele bazale. Activitatea catalazei din frunza a 2-a

a scăzut după 3 zile, iar activitatea superoxiddismutazei după 5 zile (Dai ş.a., 1993).

Un factor important de control al creşterii rădăcinii îl constituie turgescenţa celulelor. În condiţiile unui **deficit hidric**, creşterea poate fi menţinută prin modificarea turgescenţei celulelor din zona de extensie (Spollen şi Sharp, 1991). Reglajul osmotic din celulele din zona de creştere se realizează prin două mecanisme: scăderea ritmului de creştere în volum şi sporirea concentraţiei de substanţe osmotic active. Voetberg şi Sharp (1991) au constatat că reglajul osmotic se face prin biosinteza prolinei, care are o concentraţie de 10 ori mai mare faţă de normal, precum şi prin sinteza altor aminoacizi, de exemplu a glicinbetainei.

Acidul abscisic are şi un efect inhibitor asupra creşterii biomasei rădăcinilor, asupra acumulării potasiului şi sodiului în rădăcini şi stimulează acumularea substanţei uscate (Stoyanov şi Maskova, 1979).

Ţerbea ş.a. (1994) au constatat că stresul hidric determină proliferarea rădăcinilor de porumb şi creşterea densităţii acestora.

În perioada de creştere intensă a rădăcinilor de porumb, se constată sporirea concentraţiei de spermine din apexul rădăcinii primare de porumb (Schwartz ş.a., 1986). Di Tomaso ş.a. (1992) au sugerat că putresceina care se acumulează în condiţii de stres are un rol adaptativ, deoarece previne senescenţa, stimulează sinteza proteinelor şi a alcaloizilor protectori.

Conley ş.a. (1997) au constatat că în rădăcinile de porumb expuse stresului hidric are loc activarea enzimei Ca^{2+}- serin/treonin protein kinază (45 kDa) în celulele din zona de elongaţie. Aceasta, posibil, este implicată într-o etapă timpurie a stresului hidric, în răspunsul rădăcinilor primare la acţiunea acestui factor.

Stresul hidric inhibă şi activitatea nitratreductazei şi procesul de reducere a nitraţilor din rădăcinile plantelor de porumb. Georgieva şi Kudrev (1979) au constatat că expunerea plantulelor de porumb timp de 24 ore la stres hidric determină reducerea activităţii nitratreductazei cu 35,5 %.

Lezarea rădăcinilor are un efect stimulator asupra biosintezei etilenei. Sarquis ş.a. (1991) au executat asupra rădăcinilor presiuni de 25, 50, 75 şi 100 MPa şi au constatat că după o oră are loc intensificarea procesului de sinteză a etilenei cu 10, 32, 70 şi, respectiv, 255 %.

Tulpina este alcătuită din noduri şi internoduri, are formă cilindrică şi este plină în interior cu un ţesut parenchimatic. Ţesuturile

conducătoare, însoţite de arce de sclerenchim, sunt dispersate în masa parenchimului fundamental, situat la periferie.

Creşterea tulpinii se realizează iniţial prin diviziunea celulelor din mezocotil, ceea ce asigură răsărirea plantulelor. Ulterior creşterea tulpinii se realizează prin diviziunea celulelor din meristemele apicale şi intercalare.

Meristemul apical formează noduri, internoduri şi primordii foliare. Formarea nodurilor şi a internodurilor are loc într-o succesiune rapidă, în urma activităţii meristemelor apicale, dar alungirea internodurilor este întârziată. Succesiunea de formare nod, internod, frunze se repetă până la realizarea numărului caracteristic de noduri.

Creşterea internodurilor se realizează prin diviziunea celulelor din meristemele intercalare, situate la baza internodurilor. Extensia celulară începe în regiunea opusă meristemului intercalar şi se extinde bazipetal către meristem. La o plantă cu 18 internoduri, internodul 8 are cea mai mare lungime şi o durată de creştere de 9,7–13,0 zile. Internodurile superioare, aflate în apropierea paniculului, sunt mai scurte, au o perioadă mai lungă de extensie celulară, dar un ritm de creştere mai lent (Morrison ş.a., 1994).

Dinamica cumulată a creşterii tulpinii are aspectul unei sigmoide.

Lungimea şi diametrul tulpinii sunt influenţate de condiţiile de mediu din timpul creşterii. Bronwer ş.a. (1970) au constatat că temperatura zonei de creştere a tulpinii controlează ritmul de creştere al acesteia. Zona de creştere rămâne în sol pentru mai mult de jumătate din perioada de creştere vegetativă şi din această cauză viteza de creştere a tulpinii în această perioadă este dependentă de temperatura solului.

La fiecare nod al tulpinilor de porumb se găsesc câte doi muguri: cel inferior rămâne în stare vegetativă, iar cel superior formează primordii ale tulpinilor axilare. Primele 5–9 noduri bazale rămân cu mugurii puţin dezvoltaţi sau eventual degeneraţi, 5–7 noduri de pe partea mediană a tulpinii formează primordii din care pot să ia naştere inflorescenţe femeieşti (spadice), iar mugurii de la partea superioară a tulpinii rămân ca rudimente. În faza de iniţiere a paniculului primordiile laterale se găsesc într-un stadiu incipient de dezvoltare, neavând structura completă. Creşterea lor în timpul fazei vegetative este reglată independent de faza reproductivă şi la un anumit stadiu de dezvoltare pot fi responsabili de modificarea semnalelor fiziologice din timpul tranziţiei de la faza vegetativă la cea reproductivă (Baba şi Yamazaki, 1996).

Doebley, J. ş.a. (1997) au constatat că gena *tb1* codifică sinteza unei proteine care inhibă creşterea organelor axilare şi determină incapacitatea de formare a inflorescenţei femeieşti.

Dezvoltarea primordiilor aflate la nodurile de la baza tulpinii este inhibată printr-un proces de dominanţă apicală de către tulpinile laterale, aflate pe partea mediană a tulpinii, prin intermediul unui inhibitor de creştere (Pinthus şi Belcher, 1994).

Tulpinile de porumb căzute pe suprafaţa solului execută o mişcare geotrop negativă, în urma stimulării extensiei celulelor din apropierea solului. Această mişcare se datoreşte redistribuirii auxinei din celulele corticale, ca urmare a stimulilor geotropi şi a modificării sensibilităţii celulelor, ca răspuns la acţiunea hormonului (Evans, 1991). Un rol important în executarea acestei mişcări îl are şi acidul abscisic sintetizat de rădăcină, precum şi ionii de calciu. Creşterea celulelor are loc în zona de extensie celulară situată la baza internodurilor. Stimularea procesului de extensie în celulele din vecinătatea meristemului intercalar, situate în apropierea solului, determină iniţierea curburii după 3 minute de la excitare. Ritmul de curbare al tulpinii creşte în prima oră la aproximativ 30°/oră şi creşterea continuă şi după 45 de minute de la încetarea excitaţiei (Bandurski ş.a., 1984).

După răsăritul plantulelor, zona de creştere este situată în pâlnia formată din frunze, a căror temperatură este dependentă de radiaţiile solare şi de intensitatea procesului de transpiraţie. Temperatura frunzelor este, în general, mai coborâtă cu circa 5 °C faţă de temperatura aerului ambiant. Temperatura minimă necesară pentru creşterea plantelor de porumb variază între 6 şi 10 °C (Gay ş.a., 1991), temperatura activă este de 8,5– 9,0 °C (Dun ş.a., 1991), optimumul fiziologic este de 28 °C (Gay ş.a., 1991), iar temperatura optimă de creştere este de 30 °C.

Ritmul de creştere a plantelor de porumb şi intensitatea procesului de fotosinteză sunt mai lente la temperatura de 10 °C şi ambele au un maximum la temperatura de 30–32 °C (Brouwers ş.a., 1971). Deosebirea constă în faptul că în timp ce fotosinteza este dependentă de temperatura din timpul zilei, procesul de creştere este influenţat atât de temperatura din timpul zilei, cât şi de cea din timpul nopţii.

Gay ş.a. (1991) menţionează că la alternanţa de temperatură zi – noapte de 20/10 °C greutatea totală a plantelor în faza de 5 frunze este de 570 mg, iar la alternanţa de 14/4 °C greutatea este de 227 mg/plantă.

Temperaturile ridicate din timpul nopţii stimulează procesul de creştere a plantelor de porumb, dar reduce numărul de zile cu fotosinteza intensă, ceea ce conduce, după Peters ş.a. (1971), la diminuarea producţiei. Cele mai mari producţii de porumb se realizează în zonele cu temperaturi ridicate în timpul zilei şi cu nopţile reci.

Temperaturile mai mari de 40 °C determină după 2–3 ore sinteza proteinelor de şoc termic. Acestea se acumulează în cantităţi mici şi diferenţiat în funcţie de rezistenţa diferitelor ţesuturi la temperaturile ridicate (Cooper ş.a., 1984).

Ristie ş.a. (1991) au constatat că liniile de porumb rezistente la temperaturi ridicate sintetizează polipeptide cu greutatea moleculară de 45 kDa, care lipsesc din liniile sensibile.

Un alt factor important în creşterea plantelor de porumb îl constituie **nutriţia minerală**. Dintre îngrăşămintele minerale un rol deosebit îl are azotul, care determină sporuri ale masei vegetative şi ale producţiei, în condiţiile aplicării în complex cu fosforul şi potasiul. Aplicarea fosforului şi a potasiului se face o dată cu arătura de bază, iar a azotului, primăvara şi cu 5–8 zile înainte de apariţia paniculului (Bîlteanu şi Bîrnaure, 1989).

Insuficienţa azotului reduce creşterea plantelor de porumb, iar carenţa de potasiu se caracterizează prin formarea de internoduri scurte.

Zincul stimulează creşterea plantelor de porumb. În condiţiile carenţei de zinc creşterea este inhibată, fapt ce favorizează creşterea conţinutului în elemente minerale din ţesuturi (Stoyanova şi Kudriev, 1979).

Concentraţia optimă de magneziu pentru creşterea şi fructificarea plantelor de porumb este de 2 meq/l (Stoyanov ş.a., 1979). Concentraţiile mai mari au un efect inhibitor asupra metabolismului plantelor tinere de porumb şi în consecinţă au efect asupra creşterii şi formării recoltei.

După Daymond şi Duncan (1969), Hulme şi Campbell (1972), tulpina, prin rolul pe care îl are în depozitarea substanţelor de rezervă, contribuie la creşterea cantitativă a recoltei. Acumularea de substanţă uscată în tulpină variază în cazul a trei hibrizi de porumb între: 53,8 şi 88,5 g/plantă (Ţerbea ş.a., 1991).

Creşterea densităţii plantelor de la 4,5 la 9,0 plante/m^2 are, după Cox (1996), numeroase efecte asupra proceselor fiziologice. Plantele cu densitate mică au la mijlocul perioadei de vegetaţie un indice al suprafeţei foliare cu 40 % mai mic comparativ cu plantele cu densita-

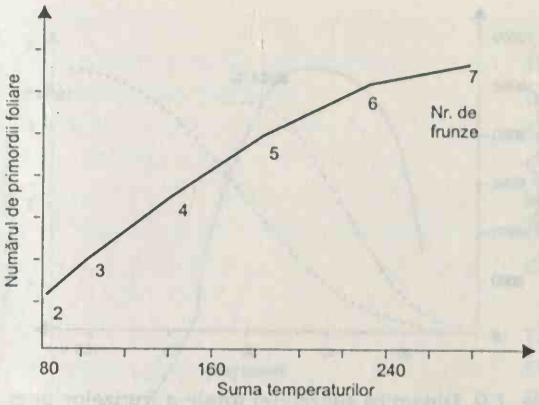

Fig 1.8. Numărul de primordii foliare şi frunze în funcţie de suma temperaturilor de la semănat (Bertrand, 1991)

te mare, depozitarea substanţelor de rezervă este mai timpurie, eficienţa fotosintetică mai mare, ritmul de creştere mai mic şi au cu 25 % mai puţină substanţă uscată în faza de mătăsit.

Frunzele au înclinaţia specifică fenotipului, de la orizontală până aproape de verticală.

Iniţierea primordiilor foliare pe apex are loc din momentul răsăririi şi până la diferenţierea inflorescenţei bărbăteşti. Ritmul de diferenţiere foliară este dependent de temperatură. Astfel, Caligo şi Brown (1975) au constatat dublarea ritmului de diferenţiere foliară la creşterea temperaturii de la 15 °C la 30 °C, în timp ce Thiagarojah şi Hunt (1982) au constatat variaţii mici la temperaturile cuprinse între 25 şi 30 °C. După Bertrand ş.a. (1991), numărul de primordii foliare formate este dependent de suma temperaturilor din perioada de după semănat (*Fig. 1.8.*).

Fotoperioada are, în general, o influenţă redusă asupra acestui proces, în funcţie de fenotip şi se manifestă mai ales la temperaturi coborâte. Bonhomme ş.a. (1991) au mărit fotoperioada cu 1,3–7,3 ore şi au constatat că soiurile de porumb provenind din zonele tropicale au o sensibilitate mărită, comparativ cu cele din zonele temperate. Numărul de frunze formate la soiurile provenite din zonele tropicale a fost mai mic cu 0,5–2,0 frunze/plantă pentru fiecare minut/zi de creştere a duratei fotoperioadei, în faza sensibilă.

Ritmul de formare a frunzelor este influenţat şi de temperatura solului până în faza de 8 frunze şi în continuare de temperatura apexului (Brouwer ş.a., 1972). Filoterma este, după Hasketh şi Warrington, (1989) de 30 °C pe zi.

Lungimea iniţială a zonei de creştere a frunzelor este de 35 mm, iar rata maximă de creştere este de 0,09 mm/oră. Activitatea xiloglucanendotransglicozilazei are un maximum înaintea celui al creşterii,

apoi activitatea scade pe măsură ce frunza îmbătrâneşte (Palmer şi Davies, 1996).

Creşterea frunzelor se caracterizează prin viteză şi durată, factori ce determină dimensiunile acestora. Acest proces este inhibat de deficitul hidric, de temperaturile coborâte la nivelul rădăcinii şi variază în funcţie de temperatura aerului şi a apexului. Dinamica vitezei de creştere a frunzelor în funcţie de temperatură are o alură curbilinie (Hesketh şi Warrington, 1989).

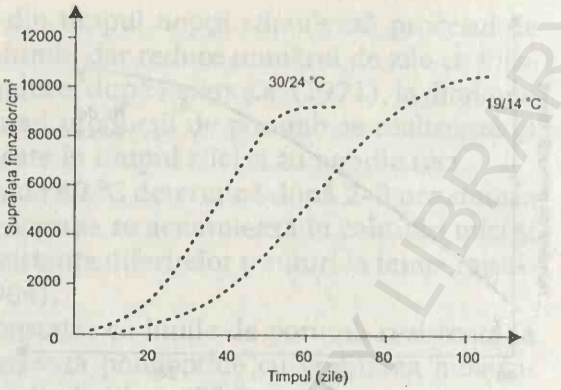

Fig. 1.9. Dinamica suprafeţei totale a frunzelor unei plante de porumb, în funcţie de regimul termic (Reid, Zur şi Derketh, 1990)

Mărimea frunzelor este influenţată într-o măsură mai mică de durata de creştere şi mai mult de temperatură. Reid, Zur şi Hesketh (1990) au constatat că temperatura afectează procesul de creştere a suprafeţei frunzelor pe două căi: prin stimularea vitezei de creştere şi prin scurtarea duratei acestui proces. Suprafaţa maximă a frunzelor depinde de poziţia pe tulpină, cele mai mari dimensiuni realizându-se la nodul 14. Viteza maximă de creştere s-a realizat la frunzele de la acelaşi nod, la o alternanţă a temperaturii de 19 °C ziua şi 14 °C noaptea (*Fig. 1.9.*).

Creşterea frunzelor de porumb este stimulată de zinc, efectul maxim fiind determinat la concentraţia de 44 mg Zn/l (Stoyanova şi Kudriev, 1984).

Frunzele sunt dispuse pe tulpină în poziţie alternă şi sunt alcătuite din teacă şi limb, care are suprafaţa superioară păroasă şi cea inferioară glabră. Celulele epidermice sunt mari şi cu pereţii exteriori mai îngroşaţi (cutinizaţi). Între cele două epiderme se găseşte mezofilul format din celule poliedrice, sărace în cloroplaste. Din loc în loc se găsesc fascicule conducătoare mari, asemănătoare cu cele din tulpină, şi fascicule conducătoare foarte mici, mai numeroase, dispuse paralel (fascicule terţiare). Acestea sunt înconjurate de celule care formează o teacă parenchimatoasă perifasciculară, celule ce au dimensiuni mari şi care conţin numeroase cloroplaste.

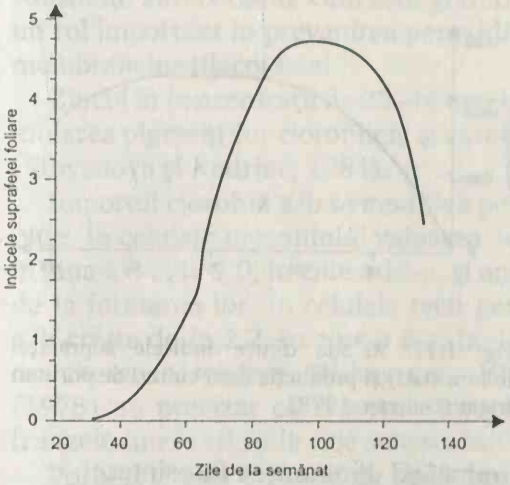

Fig. 1.10. Variaţia indicelui suprafeţei foliare a plantelor de porumb, pe parcursul perioadei de vegetaţie (Ruget, 1991)

Cloroplastele din mezofilul frunzelor de porumb au tilacoide şi grane, în timp ce cloroplastele din celulele tecii perivasculare sunt lipsite de grane în faza de maturitate (Kirchanski, 1975).

Numărul stomatelor variază între 53/mm^2 pe faţa superioară a frunzelor şi 80/mm^2 pe cea inferioară, în cazul frunzei a 5-a din vârful plantei, şi între 37 şi, respectiv, 54 stomate/mm^2, la frunza a 10-a (Domes şi Bertsch, 1969). După Kriesselbach (1949), pe faţa superioară a frunzelor se află 75 stomate/mm^2, iar pe faţa inferioară: 90 stomate/mm^2. Dimensiunile stomatelor sunt de 10/15 μm (Sutcliffe, 1979).

Numărul de frunze de pe o plantă de porumb variază între 13 şi 21, suprafaţa foliară este cuprinsă între 0,40 şi 0,75 m^2/plantă, iar indicele suprafeţei foliare variază între 2 şi 3 pentru soiurile precoce şi între 5 şi 6 pentru cele tardive (Granffret ş.a., 1991).

Recepţia luminii de către frunze variază în funcţie de indicele suprafeţei foliare (LAI), aranjarea frunzelor şi arhitectura plantei. După Loomis ş.a. (1986), indicele suprafeţei foliare variază între 3,5 şi 8,5 la densităţi de cultură cuprinse între 17500 şi 125000 plante/ha. Indicele suprafeţei foliare variază cu fenofaza şi are valoarea maximă după circa 100 zile de la semănat (*Fig. 1.10.*).

Intensitatea fotosintetică maximă se realizează la un indice al suprafeţei foliare cuprins între 3 şi 6 (Bouhomme ş.a., 1982), care permite un nivel de acumulare de 30–50 g substanţă uscată/m^2/zi. În cazul soiurilor precoce, indicele suprafeţei foliare variază între 2,0–2,5, la o densitate normală de cultură, care permite interceptarea a 65–70 % din radiaţiile solare incidente (Varlet-Graucher ş.a., 1981).

Relaţia dintre indicele suprafeţei foliare, densitatea plantelor şi producţia unei culturi de porumb irigat este prezentată în *figura 1.11*. Se remarcă faptul că producţia creşte o dată cu densitatea plantelor, până la o limită, după care rămâne constantă şi apoi descreşte. Creşterea producţiei încetează când lumina interceptată de frunze scade din cauza densităţii mari a plantelor, producând diminuarea fotosintezei.

Fig. 1.11. Relaţia dintre indicele suprafeţei foliare (LAI) şi producţia unei culturi de porumb irigat (Duncan, 1978)

Dorrilez ş.a. (1991), experimentând cu 3 hibrizi de porumb, semănaţi la 6 distanţe prin care s-a realizat o densitate variind între 80000 şi 185000 plante/ha, au constatat că indicele suprafeţei foliare creşte cu densitatea de la 1,73 la 4,23, ceea ce determină sporirea procentului de intercepţie a radiaţiilor solare.

Suprafaţa foliară variază în funcţie de soi şi hibrid. Astfel, Mureşan ş.a. (1979) au constatat că suprafaţa foliară la soiul *Românesc de Studina* este de 12 600 m^2/ha, iar la 6 hibrizi de porumb a variat între 10800 şi 20000 m^2/ha. Ţerbea ş.a. (1991) au determinat suprafaţa foliară în faza de înflorire la trei hibrizi de porumb şi au constatat că aceasta variază între 65,7 şi 69,7 dm^2/plantă.

Conţinutul în clorofilă al frunzelor creşte dinspre frunzele bazale (0,07 g/m^2) spre cele apicale (0,35 g/m^2), după cum rezultă din datele publicate de Sestak şi Vaclavik (1965).

Analizele efectuate de autori au evidenţiat că frunzele aflate în faza de creştere au un conţinut în clorofilă de 180,82 mg/100 g, realizează un maximum încă înainte de încetarea creşterii (255,38 mg/100 g) şi scade treptat pe parcursul perioadei de maturare şi senescenţă (176,40 mg/100 g).

Expunerea plantelor de porumb la temperaturi scăzute (5 °C şi 15 °C) şi la intensităţi luminoase mari (1 000 μmol/m^2/s) determină modificări mici ale conţinutului în clorofilă a, b, caroteni şi luteină. Se constată însă o puternică deepoxidare a xantofilei care constituie un mijloc de reducere a speciilor reactive de oxigen, care se acumulează la temperaturi scăzute. În acelaşi timp, creşte cantitatea de

substanţe antioxidante cum este glutationul şi α-tocoferolii, care au un rol important în prevenirea peroxidării lipidelor şi în stabilizarea membranelor tilacoidale.

Zincul în concentraţii de 22–44 mg/l stimulează biosinteza şi acumularea pigmenţilor clorofilieni şi carotenoizi în frunzele de porumb (Stoyanova şi Kudriev, 1984).

Raportul clorofilă a/b se modifică pe parcursul perioadei de vegetaţie. În celulele mezofilului valoarea acestui raport scade de la 2,5, în ziua a 6-a, la 2,0, în ziua a 12-a, şi apoi creşte la 3,0 în ziua a 21-a de la formarea lor. În celulele tecii perivasculare raportul clorofilă a/b creşte de la 2,2, în ziua a 6-a, la 4,6, în ziua a 12-a, după care marchează o scădere (Bishop ş.a., 1971). Kudrev şi Gheorghieva (1975) au precizat că raportul clorofilă/caroteni descreşte de la frunzele tinere (8,5) la cele senescente (3,4).

Porumbul este o plantă cu **tip fotosintetic** C_4, având două tipuri funcţionale de cloroplaste. Cloroplastele din celulele mezofilului au grane şi tilacoide, în timp ce cloroplastele din celulele tecii perivasculare au această structură caracteristică numai în faza de tinereţe. Ulterior, pe parcursul procesului de maturare a frunzelor, numărul granelor scade (Brangeon, 1973). În celulele mezofilului are loc fixarea dioxidului de carbon de către fosfoenolpiruvat, reacţie catalizată de fosfoenolpiruvat carboxilază. Se formează acidul oxalacetic şi în final acidul malic, care este transportat în celulele tecii perivasculare, prin plasmodesme, care permit trecerea unor molecule cu dimensiunile mai mici de 900 Da (Vallee şi Heldt, 1991). În aceste celule acidul malic este descompus în dioxid de carbon şi acid piruvic, iar dioxidul de carbon este utilizat în cloroplaste pentru sinteza triozelor, în ciclul fotosintetic de tip C_3 .

Transportul dioxidului de carbon din celulele mezofilului în celulele tecii perivasculare poate fi efectuat şi de către aspartat. În condiţiile unei insuficienţe de azot nitric, transportul dioxidului de carbon pe calea aspartat este diminuat, rămânând predominantă calea malat.

Wrischer (1989) a cercetat localizarea ultrastructurală a activităţii fotosintetice în cloroplastele de porumb în curs de dezvoltare şi a constatat că transformarea proplastidelor în cloroplaste are loc în frunzele foarte tinere, la aproximativ 0,5 mm de la baza acestora. De asemenea, a constatat că reacţiile caracteristice pentru fotosistemul II se manifestă în plastidele din celulele mai tinere, predominant în tilacoidele granale. În cloroplastele mature din celulele tecii perivascu-

lare activitatea fotosistemului II dispare mai rapid. În această fază cloroplastele conţin un complex complementar, identificat ca PS II b, care nu este eficient în transportul ciclic al electronilor şi în fotofosforilarea ciclică (Girardi şi Melis, 1983).

Intensitatea fotosintezei nete la o plantă în vârstă de 3 săptămâni variază între 0,60 mg $CO_2/m^2/s$ la frunza bazală, 0,64 mg $CO_2/m^2/s$ la cea mijlocie şi 0,38 mg $CO_2/m^2/s$ la cea superioară (Crespo ş.a., 1979). Dinamica sezonieră a fotosintezei nete prezintă un maximum în luna iulie, care este urmat de o diminuare lentă până în faza de senescenţă.

Rochette ş.a. (1996) au constatat că intensitatea procesului de fotosinteză ajunge la 2 $mg/m^2/s$ după 30 de zile de la răsărit, variază între 2 şi 2,5 $mg/m^2/s$ pentru următoarele 30 de zile şi scade lent până la primul îngheţ. Muchow şi Sinclair (1994) au constatat că eficienţa utilizării radiaţiilor solare de către plantele de porumb a fost de aproximativ 1,7 g/MJ.

Hipsofilele (pănuşile) reprezintă 9,5 % din suprafaţa frunzelor unei plante de porumb, dar produc 42 % din substanţa uscată sintetizată de întreaga plantă (Fujita ş.a., 1995).

Intensitatea procesului de fotosinteză la plantele de porumb, care se caracterizează prin tipul fotosintetic C_4, creşte liniar în funcţie de temperatură în limitele de 15–27 °C. Valoarea Q_{10} în limitele de temperatură 11–31 °C are valoarea 1,93 (Tollenaar, 1989).

Intensitatea procesului de fotosinteză a plantelor de porumb sporeşte mai mult prin creşterea **intensităţii luminoase**, comparativ cu plantele cu tip fotosintetic C_3 (*Fig. 1.12.*). Lumina controlează capacitatea cloroplastelor de a transporta electronii şi procesul de fosforilare. Adaptarea la intensităţi luminoase mari se face prin creşterea de aproximativ 10 ori a biosintezei unei polipeptide cu greutatea moleculară de 64 kDa (Burkey, 1992).

Plantele crescute la temperatura de 15 °C şi expuse 8 ore la o intensitate a radiaţiilor luminoase de 1200 $\mu mol/m^2/s$ au manifestat un proces de fotoinhibiţie. În cazul trecerii la temperatura de 25 °C aceste plante revin rapid la intensitatea normală a fotosintezei, datorită faptului că au un conţinut mai mare de violaxantină, anteroxantină şi zeaxantină (Haldimann ş.a., 1996).

Temperaturile coborâte (14–17 °C) pot să reducă intensitatea procesului de fotosinteză la frunzele mature, prin lezarea fotosistemului II (Nie şi Baker, 1991).

Umbrirea frunzelor întârzie formarea pistilelor (mătăsitul) şi se formează ştiuleţi sterili. Producţia de cariopse scade cu 17 % în cazul umbririi în proporţie de 40 % şi cu 89 % în cazul umbririi în proporţie de 80 %. Substanţa uscată scade cu 20–75 %, în funcţie de proporţia de umbrire, iar în pănuşi rămâne o cantitate mai mare de azot, fosfor, potasiu şi magneziu şi mai mică de calciu (Faustino ş.a., 1997).

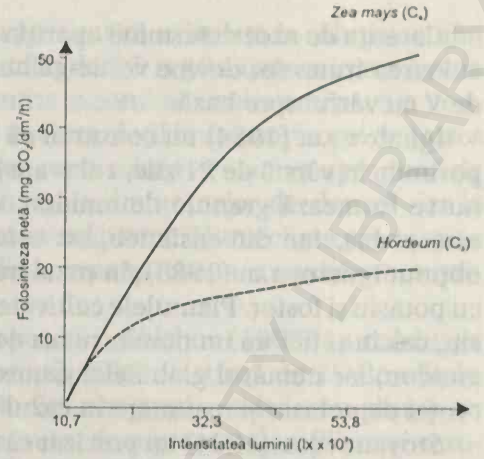

Fig. 1.12. Efectul luminii asupra fotosintezei nete a plantelor cu tip fotosintetic C_3 şi C_4

Dioxidul de carbon din atmosferă în concentraţie de până la 2000 ppm a determinat intensificarea procesului de fotosinteză şi acumulare a substanţei uscate (Dilova, 1984). Aplicarea simultană a fertilizării cu CO_2 şi a îngrăşămintelor azotate stimulează aceste procese.

Nutriţia minerală constituie unul din factorii care condiţionează menţinerea ultrastructurii cloroplastelor şi care influenţează procesul de fotosinteză. Astfel, Georgiev (1984) menţionează că în cazul fertilizării cu NPK 60 intensitatea acestui proces este de 26,3 mg CO_2/dm^2/oră. Fertilizarea cu NPK 80 a determinat creşterea intensităţii procesului de fotosinteză la 27,3 mg, dar sporirea dozelor de îngrăşăminte a determinat diminuarea intensităţii acestui proces la 21,7–26,5 mg CO_2/dm^2/oră.

Stoyanov (1984) a constatat că valorile optime ale procesului de fotosinteză şi de transpiraţie au fost determinate în condiţiile unei fertilizări cu N_{20} P_{15}. După Lebedev ş.a. (1984), raportul dintre NPK la care se obţine intensitatea fotosintetică maximă este 1:2:2. În condiţiile unei insuficienţe în nutriţia cu azot nitric s-a constatat acumularea xantinei, care are un efect inhibitor asupra fotosintezei nete (Lamaze ş.a., 1990).

Ritmul de absorbţie a azotului variază cu fenofaza şi anume are loc în proporţie de 10 % înainte de stadiul cu 10 frunze, între 55 şi 70 % între faza cu 10 frunze şi formarea florilor femele şi restul în timpul formării şi acumulării substanţelor de rezervă în cariopse (Carlen ş.a., 1988).

Carenţa de azot determină apariţia unor simptome caracteristice: culoarea frunzelor devine verde-gălbuie şi apare o necroză în formă de V cu vârful spre bază.

Ignatov ş.a. (1984) au constatat că în cloroplastele plantulelor de porumb, în vârstă de 21 zile, cultivate în condiţii de carenţă de fosfor nu se formează granule de amidon, numărul globulelor osmeofile este redus, iar dimensiunea lor este mare. Rezultate similare a obţinut Ignatov ş.a. (1988), în cazul nutriţiei deficitare a porumbului cu potasiu şi fosfor. Plantulele cultivate în condiţii de carenţă de potasiu, calciu şi fier au un număr redus de tilacoide, grane şi granule de amidon, iar numărul globulelor osmeofile este mai mic în cazul carenţei de potasiu şi mai mare în cazul celei de calciu şi fier.

Stoyanov ş.a. (1984) au precizat că nutriţia minerală deficitară inhibă procesul de fotosinteză în mod diferenţiat, în funcţie de natura ionului. Gradul de inhibiţie a procesului de fotosinteză, determinat de carenţa în nutriţia minerală, variază în următoarea ordine:

$$-P > -P\,-Fe > -P\,-N > -P\,-S > -P\,-Mg > -P\,-K > -P\,-Ca$$

Frunzele cu carenţă de fosfor conţin cantităţi mici de proteine solubile, iar activitatea enzimei ribulozo-1,5-difosfat carboxilază se reduce. Iacob şi Lawlor (1992) au tras concluzia că deficitul de fosfor are efect negativ asupra regenerării ribulozo-1,5-difosfat carboxilazei.

Carenţa de potasiu determină decolorarea marginilor frunzelor de porumb şi în final necrozarea ţesuturilor decolorate.

Ignatov şi Kudrev (1979) au studiat efectul carenţei de magneziu asupra ultrastructurii cloroplaselor din plantele de porumb. Plantele crescute 21 de zile în soluţii cu deficit de magneziu s-au caracterizat prin prezenţa unor cloroplaste veziculate, cu un număr mai mic de granule de amidon şi globule osmeofile, dar de dimensiuni mai mari. Numărul granelor este mai mic, în timp ce al tilacoidelor creşte, dar este mai mic comparativ cu cel din cloroplastele-martor. În acelaşi timp s-au constatat modificări ultrastructurale şi în alte organite celulare. Nucleele din celulele meristematice ale rădăcinii se vacuolizează, distanţa dintre dictiozomi se măreşte, numărul vacuolelor golgiene scade, dar se pare că structura membranei nucleare se menţine. Gradinarsky (1979) a constatat că funcţiile cloroplastelor sunt inhibate cu aproximativ 10 zile înainte de apariţia primelor simptome vizibile de carenţă de potasiu.

Walker şi Sarkar (1979) au precizat că existenţa în soluţia solului a unei concentraţii de fier mai mari de 2,5 mg/l a determinat apariţia simptomelor caracteristice pentru excesul acestui element. S-a constatat, de asemenea, existenţa unei corelaţii între conţinutul de fosfor şi de fier din sol. Când valoarea raportului P/Fe a fost apropiată de 17, s-a constatat apariţia pe frunze a simptomelor de cloroză, iar la valori mai mici de 4 s-au constatat simptome de toxicitate produse de fier. Conţinutul de magneziu din soluţia solului nu a modificat semnificativ absorbţia fierului.

Cercetările efectuate de Stoyanov şi Chichev (1988) au condus la concluzia că plantulele de porumb cultivate timp de 25 de zile în soluţii hidroponice deficitare în fier, magneziu, calciu sau plumb au determinat modificarea conţinutului de pigmenţi clorofilieni şi carotenoizi din frunze, după cum rezultă din datele prezentate în *tabelul 1*. Intensitatea procesului de fotosinteză a variat între 22 şi 26 mg CO_2/dm^2/oră, în cazul variantei-martor şi cu nutriţie deficitară în calciu şi sulf, şi între 2 şi 10 mg CO_2/dm^2/oră, în cazul variantelor cu nutriţie deficitară cu fier şi magneziu.

Acumularea fierului în tulpinile plantelor de porumb este influenţată în proporţie de 10 % de azot, 40 % de calciu, 37 % de cupru şi în proporţie de 1 % de mangan. Acumularea zincului este dependentă în proporţie de 53 % de bor (Romero, 1996).

Insuficienţa zincului se manifestă prin cloroza ţesuturilor dintre nervurile frunzelor, care pot avea o culoare aproape albă, precum şi prin reducerea creşterilor, ceea ce determină un aspect de piticire.

Tabelul 1. **Conţinutul în pigmenţi din frunzele de porumb cu nutriţie minerală deficitară**

Varianta	Clorofilă *a* + *b* mg/100 g	Raport clorofilă *a*/*b*	Caroteni mg/100g
Martor	140	3,4	24
– Fe	10	4,0	11
– Fe– Mg	11	3,2	11
– Mg	70	3,3	20
– Fe – Ca	11	4,5	11
– Ca	170	5,8	39
– Fe – S	15	4,0	10
– S	131	8,5	35

Excesul metalelor grele în soluţia solului determină cloroza frunzelor, gradul de afectare al acestora fiind corelat cu sensibilitatea soiurilor. Kamenova-Youhimenko ş.a. (1984) au precizat că excesul de cobalt determină scăderea conţinutului de clorofilă a şi b din frunzele a 5-a şi a 6-a cu până la 50 %, ceea ce favorizează apariţia simptomelor de cloroză. O scădere mică a conţinutului în pigmenţi clorofilieni s-a constatat şi în cazul excesului de mercur.

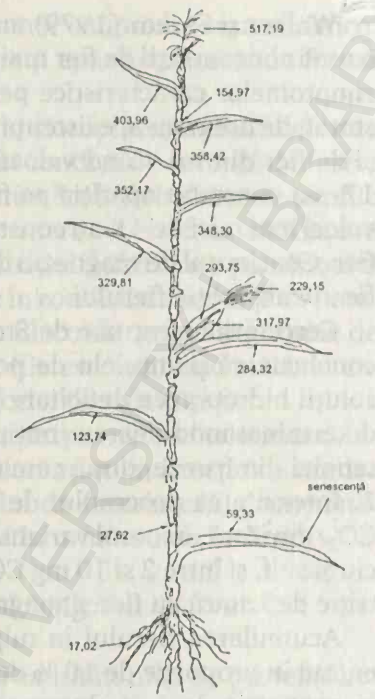

Fig. 1.13. Intensitatea respiraţiei la plantele de porumb

Intensitatea procesului de respiraţie a frunzelor are cele mai mari valori în perioada de creştere a plantelor de porumb, când necesarul de energie biochimică este maxim şi scade de 1,5 ori în perioada următoare. Valoarea medie a intensităţii procesului de respiraţie a frunzelor de porumb pe întreaga perioadă de vegetaţie este de 447,4 mg CO_2/kg/h (*Fig. 1.13.*).

Determinările efectuate la diferite organe ale plantei de porumb au evidenţiat că valoarea medie a intensităţii procesului de respiraţie la diferitele organe ale unei plante este de 253,5 mg CO_2/kg/h. Cea mai mică intensitate a acestui proces s-a constatat la rădăcini (17,02 mg CO_2/kg/h), iar cea mai mare valoare la panicul (517,19 mg CO_2/kg/h).

Intensitatea procesului de respiraţie creşte de la partea bazală a plantei (59,33 mg CO_2/kg/h), unde frunzele sunt senescente, spre partea apicală, unde se află frunze în faza de creştere (403,96 mg CO_2/kg/h).

Rochette ş.a. (1996) au precizat că intensitatea procesului de respiraţie variază între 0,1 şi 0,2 mg/m^2/s pentru un indice al suprafeţei foliare între 1 şi 3, ceea ce reprezintă aproximativ 10 % din fotosinteza zilnică.

Intensitatea procesului de transpiraţie variază în funcţie de fenofază şi de factorii mediului ambiant. Astfel, după Georgieva ş.a.

(1984), intensitatea acestui proces are valoarea maximă la frunzele tinere: 214 mg H_2O/dm^2/oră şi scade la 178 mg în perioada înfloritului şi la 129 mg în perioada de maturitate-ceară.

Eficienţa utilizării apei, la un indice maxim al suprafeţei foliare, a fost de 17 mg/g pentru un flux al vaporilor de apă de 0,05 $g/m^2/s$ şi de 10 mg/g pentru un flux al vaporilor de apă de 0,20 $g/m^2/s$ (Rochette ş.a., 1996).

Stresul hidric determină creşterea potenţialului hidric foliar. Astfel, în condiţii de aprovizionare normală cu apă, potenţialul hidric are valoarea –0,50 MPa, pentru ca seceta din perioada de înflorit să determine creşterea potenţialului hidric foliar la –1,75 MPa (Westgate şi Grant, 1989). Seceta determină şi formarea unui nou ARNm, sinteza unor polipeptide noi şi a acidului abscisic (Gomez ş.a., 1988). Acidul abscisic determină închiderea stomatelor, dar în acelaşi timp în prezenţa acestei substanţe hormonale creşte sensibilitatea stomatelor la deficitul hidric (Tardieu şi Davies, 1992).

După 11 zile de la instalarea stresului hidric, s-a constatat creşterea de 3 ori a activităţii invertazei acide, acumularea glucozei şi fructozei şi diminuarea conţinutului în zaharoză. Activitatea zaharozo fosfat sintazei scade după 5 zile cu 20–40 % şi după 7 zile scade cu 50–80 %, în funcţie de genotip. Scade, de asemenea, conţinutul în apă al frunzelor, intensitatea procesului de fotosinteză şi conductibilitatea stomatelor (Pelleschi ş.a., 1997).

Densitatea plantelor influenţează şi cantitatea de radiaţii roşii şi infraroşii recepţionate de frunze. La densităţi mari de cultură frunzele captează mai multe radiaţii infraroşii care au fost reflectate, ceea ce determină creşterea raportului radiaţii infraroşii/radiaţii roşii. Aceasta determină formarea unor tulpini lungi, frunze lungi şi înguste şi rădăcini mai subţiri. Orientarea rândurilor nu modifică mult valoarea acestui raport şi ca urmare forma frunzelor este puţin influenţată (Kasperbauer şi Karlen, 1994).

Densitatea plantelor are efect şi asupra evoluţiei procesului de maturare a frunzelor. Astfel, frunzele de la baza plantelor ajung mai repede la faza de senescenţă în condiţiile unei densităţi mari de cultură (din lipsa luminii), dar şi în cazul unei fertilizări insuficiente (în special cu azot) şi în cazul stresului hidric.

Conţinutul mediu de **electroliţi** din plantele de porumb este în medie de 25,8 μS. Cel mai mic conţinut în electroliţi s-a determinat în rădăcini: 12,0–16,0 μS şi cel mai mare în frunzele senescente: 28,6–41,0 μS.

Acumularea de substanţă uscată în frunze variază între 37,65 şi 51, 56 g/plantă (Ţerbea ş.a., 1991).

Acumularea substanţei uscate în plantele de porumb este dependentă nu numai de radiaţiile interceptate, ci şi de fenofază. Astfel, înainte de înflorit, coeficientul de transformare a energiei luminoase este de circa 2,7 g/MJ, iar după înflorit scade la 2,1 g/MJ.

Din triozele produse în procesul de fotosinteză se biosintetizează zaharoza, care este principala substanţă sub care se transportă glucidele. Formarea zaharozei este catalizată de enzima zaharozofosfat sintază, o polipeptidă cu greutatea moleculară de 138 kDa. Burneau ş.a. (1991) au constatat că această enzimă nu prezintă fluctuaţii cantitative pe parcursul ciclului zi/noapte, dar există fluctuaţii ale cantităţii de enzimă extractibilă, care pot cauza variaţii ale activităţii.

1.3. Procesul de dezvoltare la plantele de porumb

Procesul de creştere şi dezvoltare la plantele de porumb este coordonat genetic. Berke şi Rocheford (1995) au identificat:

- 16 loci din 8 regiuni cromozomiale care sunt asociate cu formarea paniculului;
- 18 loci din 11 regiuni cromozomiale care sunt asociate cu realizarea taliei plantelor;
- 14 loci din 9 regiuni cromozomiale care sunt asociate cu lungimea spicului;
- 27 loci din 11 regiuni cromozomiale care sunt asociate cu masa cariopsei;
- 16 loci din 8 regiuni cromozomiale care sunt asociate cu concentraţia în proteine;
- 31 loci din 11 regiuni cromozomiale care sunt asociate cu acumularea lipidelor;
- 28 loci din 13 regiuni cromozomiale care sunt asociate cu acumularea amidonului.

Plantele de porumb au un potenţial genetic diferit în ceea ce priveşte numărul de ovule din inflorescenţe şi greutatea cariopselor. Condiţiile climatice pot reduce acest potenţial, fără posibilităţi de compensare. Derieux (1991) consideră că perioada de semănat şi cea în care se formează organele reproducătoare sunt cele mai importante.

În cazul plantelor de porumb, procesul de formare a inflorescenţelor are loc în etapa în care planta a realizat o mărime caracte-

ristică, care corespunde cu maturitatea de înflorire. La unele linii, acest proces se realizează numai după expunerea la un număr caracteristic de nictiperioade lungi (Veit ş.a., 1993).

Formarea inflorescenţelor este un proces coordonat genetic. Mena ş.a. (1995) au studiat genele identităţii meristemelor florale care fac parte din familia de gene MADS-box. Din această familie de gene fac parte genele: ZAG1, ZAG2, ZAP1, ZAG3, ZAG4 şi ZAG 5. Una dintre aceste gene: ZAP 1 se aseamănă în proporţie de 88 % cu APETALA 1 din *Arabidopsis*, care este necesară pentru transformarea meristemului vegetativ în meristem floral (Veit ş.a., 1993). Cercetările efectuate de Schmidt ş.a. (1993) au pus în evidenţă alte 2 gene: ZAG 1 şi ZAG 2, care sunt implicate în acest proces. Gena ZAG 1 a fost poziţionată de Burr şi Burr (1991), în cromozomul 6 L, în poziţia 58 şi prin expresia ei codifică sinteza proteinei ce determină formarea primordiilor staminelor şi a carpelelor.

După Veit ş.a. (1993), formarea inflorescenţelor bărbăteşti şi femeieşti are loc în acelaşi timp. Din meristemul apical se formează paniculul, iar din una sau mai multe celule meristematice din axila frunzelor se formează inflorescenţa femeiască. În general, câteva noduri sterile separă cele două inflorescenţe.

Dezvoltarea reproductivă începe o dată cu modificarea formei meristemului apical şi cu diferenţierea inflorescenţei bărbăteşti. În perioada de creştere vegetativă, meristemul apical are formă semiconică şi se alungeşte când începe procesul de formare a inflorescenţei bărbăteşti. La baza frunzelor se formează muguri axilari care vor da naştere inflorescenţelor femeieşti. Atât meristemele apicale, cât şi meristemele axilare formează mai întâi un număr de primordii foliare. După formarea acestora se iniţiază formarea inflorescenţelor bărbăteşti şi femeieşti. După Veit ş.a. (1993), formarea inflorescenţelor reprezintă un proces modulat, fiecare etapă fiind independentă. Astfel, procesul de ramificare a paniculului este independent de cel de formare a florilor.

Paniculul are asupra mugurilor laterali un efect similar cu dominanţa apicală (Veit ş.a., 1993). Bonett (1940) consideră că mugurii axilari, care se formează la nodurile superioare, sunt inhibaţi de dezvoltarea paniculului, iar cei formaţi la nodurile inferioare dau naştere la copili.

Numărul nodurilor care se formează înainte de apariţia paniculului variază în funcţie de genotip şi este influenţat de temperatură şi de lungimea zilei (Dumcan şi Hesketh, 1968; Hesketh ş.a., 1969;

Francis ş.a., 1970). Elongaţia internodurilor continuă până paniculul este complet format.

Mugurii axilari dau naştere la formaţiuni scurte care susţin inflorescenţele femeieşti. Acestea alcătuiesc un spadice, cu lungimea de 10–30 cm, care se compune dintr-un ax gros, pe care, în alveole, sunt dispuse în rânduri spiculeţe sesile. Fiecare spiculeţ este alcătuit din 2 flori, din care, de obicei, numai floarea superioară este fertilă. Fiecare spiculeţ este învelit de 2 glume, iar fiecare floare este prevăzută cu 2 palei subţiri. La interiorul acestora se află gineceul alcătuit dintr-un ovar lung de 2–3 mm, prevăzut cu un stil filiform cu lungimea de 10–15 cm şi un stigmat păros, bifurcat la capăt. Ovarul conţine un ovul.

Întreaga inflorescenţă este învelită de hipsofile, care reprezintă frunze de protecţie.

Formarea primordiilor florale şi diferenţierea organitelor florale are loc simultan. Astfel, pe măsură ce la baza spadicelui se diferenţiază organele florale, la vârful acestuia se formează noi primordii (Ruget, 1991).

Producţia de cariopse este dependentă de numărul de flori care se formează pe un rând în lungul spadicelui. Acesta este în strânsă dependenţă de numărul de grade de creştere, cu valorile peste 8 °C, care variază între 1 000–1 100 (Otegui şi Melon, 1997).

Numărul de flori pe rând se reduce pe măsură ce densitatea plantelor creşte. La o densitate de 9 plante/m^2, diferenţierea florilor în zona apicală a spadicelui este inhibată, 17–19 % din flori nu formează cariopse. La o densitate de 5 plante/m^2, proporţia florilor ce nu formează cariopse scade la 6 % (Otegui, 1997).

Numărul de rânduri de flori variază la 19 hibrizi de porumb între 10 şi 12, iar numărul de etaje de flori pe axul unei inflorescenţe variază în limite mari. Din momentul în care florile de la baza inflorescenţei şi-au diferenţiat organitele florale, primordiile formate în vârful acesteia nu mai formează flori complete (Ruget, 1991).

Temperaturile ridicate pot avea un efect depresiv asupra măririi numărului de rânduri de flori, iar între numărul de rânduri şi radiaţia globală recepţionată nu s-a putut stabili o corelaţie (Bertrand ş.a., 1991).

Alungirea stigmatelor începe cu 7–10 zile înainte de ieşirea lor de sub învelişul protector alcătuit din hipsofile. Primele stigmate care ies la exterior sunt cele care provin de la ovarele situate la baza inflorescenţei, în timp ce stigmatele care provin de la ovarele apicale ies

cu 5 zile mai târziu. Creşterea stigmatelor încetează în momentul în care se produce polenizarea şi fecundarea, partea bazală se deshidratează, iar stigmatul se brunifică.

Dacă nu este polenizat, stigmatul poate să crească 10–14 zile, depăşind lungimea axului inflorescenţei cu 30–40 cm. Stigmatele florilor din partea apicală a inflorescenţei pot să iasă de sub hipsofile şi după polenizare, dar aceste flori formează rar cariopse.

După Randolph (1935), pistilele sunt apte pentru a fi polenizate timp de circa 10 zile, iar după Basseth şi Westgate timp de 8–10 zile (1993). Dacă în această perioadă nu are loc polenizarea, pistilele trec în faza de senescenţă, care se caracterizează prin scăderea turgescenţei într-o zonă situată la 3 mm de la baza acestora. În cazul unei polenizări tardive, tubul polinic ajunge până în această zonă cu turgescenţa scăzută, pe care nu o poate străbate, astfel încât fecundarea nu mai are loc.

Dupuis şi Dumas (1990) au constatat că pistilele sunt rezistente la temperaturi scăzute (+4 °C) şi la temperaturi ridicate (+40 °C), condiţii în care se sintetizează proteine de şoc termic. Polenul fiind sensibil la aceste condiţii de temperatură, este responsabil de nefertilizarea florilor.

Numărul de grade de temperatură necesar pentru apariţia stigmatelor variază în funcţie de soi şi hibrid. Astfel, la hibridul *Fundulea 320* au fost necesare 862,3 °C, la hibridul *Fundulea 378*, 870 °C, iar la *Fundulea 420*, 912 °C (Ţerbea ş.a., 1991).

Florile bărbăteşti alcătuiesc o inflorescenţă numită racem cu panicule spiciforme (panicul). Această inflorescenţă este alcătuită dintr-un ax principal, cu 10–40 axe laterale. Pe axe sunt dispuse spiculeţe, câte două la un loc, unul fiind pedunculat, iar celălalt sesil. Fiecare spiculeţ conţine 2 flori care sunt protejate de două glume mari. Fiecare floare, la rândul ei, este alcătuită din câte 3 stamine protejate de 2 palei. Staminele au câte un filament scurt şi gros şi o anteră care conţine 2000–2500 grăunciori de polen.

Pentru apariţia paniculului este necesar un număr diferit de grade de temperatură, în funcţie de precocitatea soiurilor sau a hibrizilor. Astfel, la hibridul *Fundulea 320*, paniculul a apărut când s-au acumulat 809,4 °C, la hibridul *Fundulea 378* au fost necesare 855 °C, iar la *Fundulea 420*, 862 °C (Ţerbea ş.a., 1991).

Allison şi Weinwann (1970) au constatat că înlăturarea paniculului determină scăderea rapidă a intensităţii fotosintezei şi se iniţiază trecerea spre faza de senescenţă, iar Steven ş.a. (1984) au constatat

scăderea greutăţii uscate a plantelor, diminuarea acumulării azotului şi fosforului în plante şi a glucidelor în frunze.

Polenizarea. Eliberarea polenului durează, după Sadras ş.a. (1985), circa 5–7 zile. Dintr-un panicul sunt eliberate circa 35 milioane de grăunciori de polen, pentru a asigura fecundarea a circa 1000 ovule existente pe o plantă (Aldrich ş.a., 1986). Deschiderea anterelor precede cu 5–7 zile apariţia stigmatelor, ceea ce facilitează polenizarea încrucişată, deşi autopolenizarea nu este exclusă.

Grăunciorii de polen au dimensiunea de 100×10^{-6} m, iar substanţa uscată a acestora este alcătuită în proporţie de 1 % din amidon, 1 % proteine şi circa 58 % apă.

Durata de viaţă a grăunciorilor de polen, după Tollenaar şi Dynard (1978), este de 2 zile, în funcţie de condiţiile climatice. Polenul este eliberat dimineaţa, iar durata de eliberare a polenului de către plantele dintr-o parcelă cultivată cu porumb durează mai mult de 2 săptămâni.

Polenizarea se realizează cu ajutorul vântului. Stigmatul bifurcat este acoperit cu perişori care reţin grăunciorii de polen. Aceştia germinează imediat, iar viteza de creştere a tubului polinic este de 0,5–0,7 cm/h, în funcţie de lungimea stigmatului, adică de poziţia spiculeţului în inflorescenţă. Viteza de creştere a tubului polinic este mai mare în cazul florilor de la baza inflorescenţei.

Taylor (1995) a constatat că prezenţa flavonolilor (quercetină) în grăuncioarele de polen este necesară pentru procesul de fecundare. Polenul lipsit de flavonoli nu poate produce un tub polinic funcţional.

Fecundarea are loc după 15–25 ore de la polenizare, în funcţie de lungimea stigmatului.

Cele două nuclee spermatice rezultate din nucleul generativ al grăunciorului de polen se unesc cu oosfera, respectiv cu nucleul secundar al sacului embrionar, rezultând zigotul principal din care se formează embrionul, iar cel de al doilea cu zigotul accesoriu, care formează endospermul. Fructul reprezintă o cariopsă în care învelişul exterior, pericarpul, se formează din ovar, iar sămânţa aflată la interior se formează din ovul.

Pericarpul, învelişul exterior al seminţei, are o elasticitate mai mare în zona embrionului (Bourdu şi Bonsser, 1991). Acesta înlocuieşte tegumentul seminal, care lipseşte la porumb (Esau, 1965).

Numărul de cariopse care se formează dintr-o inflorescenţă este mai mic decât numărul de ovare. Acest fapt are mai multe cauze: ovulele nu sunt viabile în totalitate, fecundarea nu a avut loc sau ovulele

sunt fecundate, dar nu se acumulează substanţe de rezervă. Se apreciază că în medie 20 % din ovule nu formează seminţe.

Pe parcursul creşterii cariopselor se pot distinge trei faze:

- *faza de creştere* (Jahnson şi Tanner, 1972), care se caracterizează prin sporirea dimensiunii cariopselor până la o mărime apropiată de cea finală (Gay, 1988). Această fază durează circa 2–3 săptămâni, timp în care se acumulează aproximativ 5 % din substanţele de rezervă şi se realizează întreg echipamentul enzimatic necesar acumulării amidonului;
- *faza de depozitare* (de umplere) a asimilatelor se caracterizează prin acumularea a circa 90 % din substanţa uscată (*Fig. 1.14.*).
- *faza de deshidratare* se caracterizează prin scăderea umidităţii cariopselor sub 40 % (Salvador, 1988).

Pe parcursul acestor faze, în cariopse au loc următoarele modificări:

Embrionul care are lungimea de 0,1 mm, după 5 zile de la polenizare, creşte astfel încât la maturitate are lungimea de 8 mm (Kiesselbach, 1949). Acesta este complet format înainte de începerea depozitării substanţelor de rezervă. La maturitate embrionul reprezintă 10 % (Girardin, 1991), până la 11 % (Watson, 1987), din greutatea seminţei şi corespunde unei mici plantule de porumb prevăzută cu radiculă protejată de coleoriză, muguraş (plumulă), cu primordii foliare, protejat de coleoptil şi un cotiledon (scutelumul).

Endospermul rezultă din zigotul accesoriu, prin fecundarea nucleului secundar al sacului embrionar de către unul din nucleele spermatice. Zigotul accesoriu se divide cariocinetic, astfel încât după aproximativ 8 diviziuni succesive rezultă 256 nuclee. După 3–4 zile de la fecundare se formează primii pereţi despărţitori, rezultând astfel primele celule ale endospermului. Începând cu ziua a 5-a după fecundare, celulele formate încep să se dividă (Randolph, 1936), iar după 7 zile

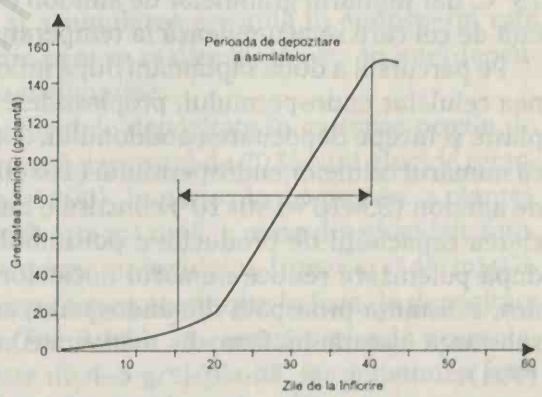

Fig. 1.14. Creşterea masei cariopselor de porumb (Duncan, 1978)

se divid numai celulele din stratul periferic alcătuit din numeroase celule mici (Duvick, 1951).

În primele 8–10 zile de la fecundare ritmul diviziunilor celulare este maxim (Knowles ş.a., 1986). Duvick (1951) a constatat că diviziunea celulelor din endosperm continuă timp de circa 2 săptămâni după fecundare, iar Randolph (1936) a observat diviziunea celulelor endospermului şi după 48 de zile după fecundare.

Activitatea mitotică din stratul de celule de la exteriorul endospermului scade treptat. În aceste celule se acumulează granule de natură proteică, rezultând astfel stratul celulelor cu aleuronă. Ca urmare a poziţiei periferice a celulelor aflate în faza de diviziune, vârsta celulelor care alcătuiesc endospermul, şi deci faza lor de dezvoltare, este diferită (Bell, 1952).

Activitatea mitotică din cariopsele de porumb este reglată pe cale hormonală. Giberelinele se biosintetizează direct în seminţe şi se găsesc sub formă liberă şi legată (Bewley şi Black, 1982). Concentraţia de auxine din cariopse este de 100 μg/kg substanţă proaspătă (Labarca ş.a., 1965), iar cea de citochinine este de 11 μg/kg substanţă proaspătă (Letham, 1963). Citochininele realizează un maximum după 11 zile de la fecundare şi scad evident în următoarele 10 zile (Miller, 1967).

Numărul de celule din endosperm variază între 176 000 şi 280 000, după Reddy şi Dynard (1983), şi ajunge până la 890 000, după Jones ş.a. (1985). Numărul acestora este dependent de temperatura mediului ambiant. Jones ş.a. (1985) au constatat că numărul de celule din endosperm este mai mare când temperatura este de 15 °C, dar numărul granulelor de amidon este mai mic cu circa 70 % faţă de cel care se acumulează la temperatura optimă de 25–30 °C.

Pe parcursul a două săptămâni după înflorire, când are loc diviziunea celulelor endospermului, proplastidele se diferenţiază în amiloplaste şi începe depozitarea amidonului. Jones ş.a. (1996) consideră că numărul celulelor endospermului (16×10^4–41×10^4) şi a granulelor de amidon (83×10^6–180×10^6) constituie buni indicatori pentru aprecierea capacităţii de producţie a porumbului. O perioadă secetoasă după polenizare reduce numărul nucleelor din endospermul gelatinos, substanţa proaspătă din endosperm, acumularea amidonului şi substanţa uscată în faza de maturitate a cariopselor (Ober ş.a., 1991).

Zona exterioară a endospermului are culoarea gălbuie (endospermul cornos) şi este alcătuită din celule poliedrice, în care se află gra-

nule de amidon. Acestea sunt acoperite la exterior de citoplasma deshidratată ce conţine corpuscule mici proteice ($1,5–2,0\times10^{-6}$ m) constituite din zeină (Duvick, 1961), iar la interior se află fracţiuni neglucidice, în principal lipide (1 %), care influenţează proprietăţile reologice ale amidonului (Dupart ş.a., 1982). În citoplasma acestor celule se mai află gluteline, albumine şi globuline (Landry, 1984).

Spre interiorul cariopsei se află "o zonă intermediară", în celulele căreia se află granule de amidon poliedric-teşite şi corpuscule proteice mici.

La centru se află "o zonă făinoasă" (endospermul făinos), alcătuită din celule ce conţin granule mari de amidon ($20–30\times6^{-6}$ m), legate între ele prin punţi proteice.

La exteriorul endospermului se găseşte stratul celulelor cu aleuronă, alcătuit din celule cubice, mici, cu pereţii îngroşaţi. Acestea conţin în citoplasmă corpuscule (3×10^{-6} m) proteice (aleuronă). Sub aceste celule se află 2–3 straturi subaleuronice, cu granule de aleuronă mici, situate într-o masă proteică (Boulnois, 1987).

1.4. Transportul şi depozitarea substanţelor de rezervă în cariopse

Durata perioadei de depozitare a asimilatelor este, după Shaw şi Thom (1951), de 51 zile, iar după Hallauer şi Russell (1962) este de 60 de zile. Diferenţele constatate de Duncan (1973) pentru 63 de hibrizi de porumb cultivaţi în Kentucky – SUA au fost de 15 zile. Se consideră, în general, că durata acestei perioade este relativ stabilă.

Formarea amidonului şi acumularea acestuia în endosperm este strâns corelată cu producţia care se realizează şi este în interdependenţă cu condiţiile agropedoclimatice.

Aproximativ 80 % din glicidele depozitate în cariopse provin direct din procesul de fotosinteză, iar restul de 20 % sunt glucide remobilizate din tulpină (Ruget, 1990). În perioada de creştere a plantei, când activitatea fotosintetică este maximă, o parte din glucidele fotosintetizate sunt depozitate temporar în tulpini, frunze şi rădăcini (Girardin, 1985). Aceste substanţe sunt reutilizate în faza de depozitare a asimilatelor în cariopse (*Fig. 1.15.*). În această perioadă acumularea de substanţă uscată este de 4–5 g/zi/plantă, iar activitatea fotosintetică nu asigură necesarul de glucide pentru depozitare, care este de 30–50 g/m^2/zi (Bouhomme ş.a., 1982).

Procesul de acumulare a amidonului începe la 10 zile de la polenizare (Lampe, 1931). Amidonul se acumulează sub formă de granule, în medie o granulă /amiloplast (Shanon şi Gardwood, 1984) şi 210–340 granule/celulă (Reddy şi Daynard, 1983). Numărul de granule de amidon dintr-o celulă variază în funcţie de poziţia cariopsei pe axa inflorescenţei. Mărimea unei granule de amidon este în medie de 18×10^{-6} m (Shannon, 1974).

Acumularea amidonului începe dinspre partea apicală a cariopsei şi numai în final se depozitează în celulele bazale (Ledent şi Mornuaux, 1991).

Zaharoza biosintetizată în celulele frunzelor este transportată prin floem spre cariopse. Capacitatea de sinteză a zaharozei în frunze este măsurată prin activitatea zaharozofosfat sintazei. Activitatea acestei enzime variază în funcţie de cerinţele spadicelui, respectiv ale cariopselor şi constituie un bun indicator al capacităţii de export al zaharozei din frunze (Prioul ş.a., 1991). Determinările efectuate au indicat prezenţa unui maximum, după 10–40 zile de la fecundare.

Zaharoza difuzează din celulă în celulă, prin plasmodesme, dar există şi un transport activ prin plasmalemă şi apoplast până la vasele liberiene din nervuri. Viteza de difuziune prin citoplasmă este relativ lentă: 2–3 mm/h (Shannon, 1978), iar transportul activ prin plasmalemă poate să explice concentraţia mărită de zaharoză din vasele liberiene, comparativ cu cea din celulele parenchimului asimilator. În continuare, transportul acestei substanţe până la cariopse se realizează prin vasele liberiene.

La nivelul cariopselor, şi anume în regiunea funiculului şi a chalazei, a fost identificată activitatea invertazei (Shannon şi Daugherty, 1972). Aceasta a permis să se aprecieze că zaharoza transportată prin floem este hidrolizată în prezenţa invertazei în hexoze, care difuzează pe cale apoplasmică, prin zona funiculului şi a chalazei, către endosperm (Porter ş.a., 1986). Muhitch ş.a. (1995) au constatat prezenţa în această zonă a unei forme de glutamin sintază (GSp1), care este implicată în conversia formelor de transport al azotului în glutamină.

În citoplasma celulelor endospermului are loc procesul de izomerizare a fructozei în glucoză, în prezenţa unei izomeraze. Glucoza la rândul ei este fosforilată în prezenţa enzimei ADP-pirofosforilază, după care este transportată prin membranele amiloplastului, la interiorul acestuia.

Amidonul, principala substanţă de rezervă, se biosintetizează în interiorul amiloplastului, în prezenţa amidonsintetazei. Această enzimă are două forme: una liberă şi una legată de granula de amidon. Amidonsintetaza legată catalizează formarea legăturilor 1,4-α-glicozidice şi prin aceasta biosinteza lanţurilor de amiloză, iar enzima Q (EC. 2.4.1.18) catalizează formarea legăturilor laterale 1,6-α-glicozidice şi formarea moleculelor de amilopectină (Murata ş.a., 1965; Akatsuka şi Nelson, 1965). Prin depunerea moleculelor de amiloză şi amilopectină sub forma unei spirale are loc formarea granulei de amidon (Felker şi Shannon, 1980). Ponderea acestor polimeri în molecula de amidon este de 30 % pentru amiloză şi 70 % pentru amilopectină.

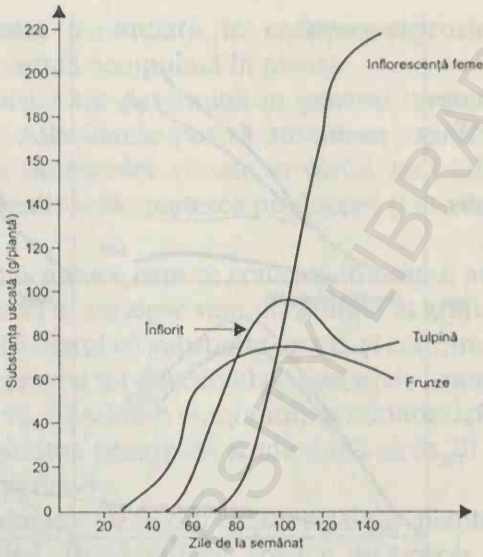

Fig. 1.15. Modificarea substanţei uscate din plantele de porumb irigat

Alături de amidon, care este principala substanţă de rezervă din cariopsele de porumb, se găsesc şi **substanţe proteice.** Compuşii azotaţi translocaţi spre cariopse variază cantitativ în funcţie de gradul de maturitate. Astfel în perioada de maturitate în lapte sunt translocaţi spre cariopse doar 18,54 % din compuşii azotaţi, în timp ce în etapa finală a maturităţii sunt translocaţi 60,37 % din aceşti compuşi (Ivanko, 1979). Pe parcursul perioadei de acumulare a asimilatelor are loc o variaţie a intensităţii sintezei diferitelor proteine. Astfel la începutul acestei perioade are loc sinteza proteinelor citoplasmatice: albumine şi globuline, după care se sintetizează prolaminele şi glutelinele.

Glutelinele au un conţinut ridicat de lizină şi se află libere în citoplasma celulelor endospermului. Zeina cu greutatea de 10 kDa se biosintetizează mai târziu, este săracă în lizină şi triptofan şi se acumulează în veziculele proteice. α-Zeina este codificată de genele din subfamilia Z1C, din cromozomul 4S.

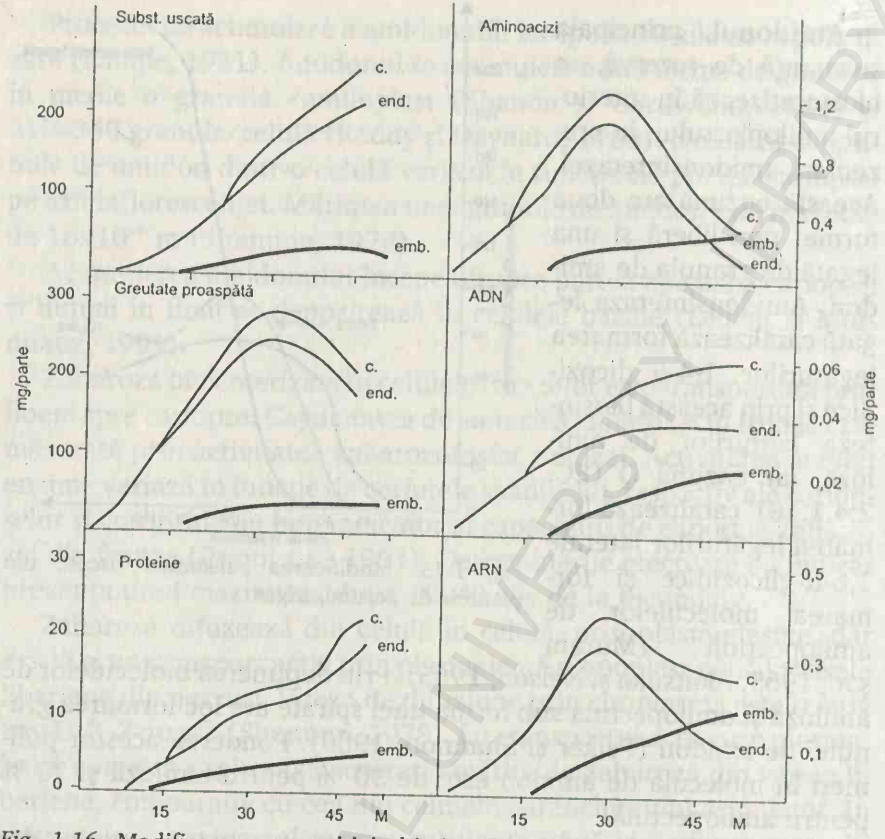

Fig. 1.16. Modificarea compoziţiei chimice a cariopselor de porumb, în timpul acumulării: c. — cariopsă întreagă; end. — endosperm; emb. — embrion; m. — maturare (Ingle ş.a., 1965)

Lipidele de rezervă se găsesc depozitate în sferozomi, sub formă de trigliceride, iar conţinutul maxim poate ajunge până la 5–18 % în cazul soiurilor selecţionate în acest scop. Aceştia sunt înveliţi de o membrană alcătuită dintr-un singur strat de fosfolipide printre care se găsesc molecule polipeptidice în formă de umbrelă, dispuse cu mânerul spre centrul acestor vezicule. Polipeptidele denumite oleozine au greutatea moleculară de 16 şi 18 kDa (Tzen ş.a., 1990).

Acumularea substanţelor de rezervă are loc atât în endosperm, cât şi în scutelum. Pe măsură ce dimensiunile scutelumului cresc ca urmare a depozitării substanţelor de rezervă, acesta apasă asupra celulelor de transfer din punctul de inserţie pe care le turtesc (Daynard, 1969), determinând blocarea transportului asimilatelor şi a creşterii

cariopselor. Substanţa uscată acumulată în cariopse reprezintă 44,3–50,2 % din cantitatea totală acumulată în plantă.

Disponibilitatea de asimilate nu determină în general creşterea masei medii a cariopselor. Asimilatele pot să stimuleze sporirea numărului şi a dimensiunii cariopselor situate în vârful axei inflorescenţei şi prin aceasta se realizează creşterea producţiei (Ou-Lee şi Setter, 1985).

Principalele modificări biochimice care se constată în timpul acumulării substanţelor de rezervă în cariopse sunt prezentate în graficele din *figura 1.16.* Se remarcă faptul că substanţa uscată şi conţinutul în acid dezoxiribonucleic creşte pe tot parcursul perioadei de acumulare a substanţelor de rezervă. În schimb conţinutul în aminoacizi liberi, acid ribonucleic şi greutatea proaspătă scade după circa 30 de zile de la începutul acestei perioade.

Înainte de înflorit, aproximativ 40 % din azotul total din plantele de porumb se află în tulpină. După înflorit are loc un proces de translocare a azotului din tulpină spre seminţe. În acelaşi timp, sunt translocate şi circa 65–85 % din azotul din frunze (Clarestesen ş.a., 1981). Ta (1991) consideră că din tulpina şi frunzele de porumb se retranslocă spre seminţe aproximativ 45 % din azot, iar din rădăcini 10%. Ca urmare, conţinutul în proteine solubile din frunze descreşte rapid în timpul perioadei de depozitare a asimilatelor în cariopse. Ribulozo-1,5-difosfat carboxilaza, care constituie mai mult de 40 % din proteinele din frunze, prezintă o diminuare cantitativă continuă, pentru ca în faza de maturitate, la 70 de zile după polenizare, activitatea acestei enzime să nu mai poată fi pusă în evidenţă (Prioul ş.a., 1991).

Depozitarea substanţelor de rezervă în cariopse are drept urmare realizarea compoziţiei chimice caracteristice pentru această specie: 59,09 % amidon, 10,05 % proteine, 4,71 % lipide şi 1,45 % substanţe minerale (Bîlteanu şi Bîrnaure, 1989).

Tegumentul unor soiuri de porumb conţine şi pigmenţi antocianici. Taylor şi Briggs (1990) au studiat trei locusuri reglatoare ale sintezei antocianilor: R, B şi Pl şi expresia a patru gene: C_2, A_1, BZ_1 şi BZ_2. Inducţia genelor A_1 şi BZ_2 de către intensitatea luminoasă mare necesită expresia unei allele dominante, în timp ce acumularea ARNm produs de genele C_2 şi BZ_1 necesită o allelă dominantă sau recesivă la locusul R. ARN-ul mesager codificat de genele A_1 şi BZ_2 se acumulează doar ca răspuns la acţiunea intensităţii luminoase mari,

în timp ce expresia genei BZ_1 are loc doar în cazul expunerii la lumină roşie cu intensitate redusă. Unii ARNm produşi de gena C_2 sunt induşi de lumina roşie, dar acumularea este cu mult mai mare în condiţii de lumină albă. S-a constatat, de asemenea, că expresia alelelor dominante şi recesive din genele reglatoare R este stimulată de intensitatea luminoasă mare.

Peterson (1990) a constatat că genele P sunt implicate în codificarea sintezei flobafenelor, pigment de culoare roşie existent în pericarpul cariopselor.

Factorii care determină acumularea substanţelor de rezervă şi deci producţia de cariopse sunt de natură endogenă (activitatea fiziologică a plantelor şi în principal de capacitatea fotosintetică a frunzelor, capacitatea de absorbţie a rădăcinilor, eficacitatea de transport a asimilatelor şi remobilizarea substanţelor depozitate în organele vegetative ale plantelor) şi exogenă (temperatură, umiditate, data semănatului, densitate, nutriţie etc.).

Conţinutul ridicat de acid abscisic menţine expresia genelor care codifică biosinteza proteinelor specifice şi acumularea globulinelor codificate de gena Gl 61 (Rivin şi Grudt, 1991). Prelungirea perioadei de depozitare a asimilatelor prin întârzierea apariţiei senescenţei poate contribui la creşterea producţiei.

Semănatul tardiv al plantelor măreşte ritmul de creştere a plantelor în timpul perioadei vegetative, sporeşte gradul de utilizare a radiaţiilor solare, scurtează perioada de depozitare a substanţelor de rezervă şi reduce ritmul de depozitare a acestora. Ca urmare, scade numărul de cariopse care se obţin pe unitatea de suprafaţă şi greutatea acestora (Cirilo şi Andrade, 1994). Nu s-a constatat reducerea numărului de celule din endosperm şi deci a capacităţii de acumulare a asimilatelor. Dimensiunile mici ale cariopselor s-au datorat disponibilităţii reduse de asimilate, datorită scurtării perioadei cu fotosinteză activă (Cirilo şi Andrade, 1996). Ritmul de acumulare a asimilatelor a variat între 5,5 şi 9,3 mg/cariopsă/zi şi a fost dependent de temperatură (0,3 mg/zi/°C).

Azotul şi fosforul sunt substanţe esenţiale pentru optimizarea producţiei de porumb. Carenţa de azot stimulează acumularea glucidelor în cariopse, dar determină scăderea conţinutului în aminoacizi, proteine solubile, substanţă uscată şi inhibă activitatea enzimatică şi sinteza amidonului (Faleiros ş.a., 1996).

Carenţa de fosfor reduce, de asemenea, sinteza amidonului şi acumularea substanţei uscate în endosperm şi are un efect minim asupra activităţii glucozo pirofosforilazei şi alanin transaminazei.

Densitatea reprezintă unul din principalii factori prin care cultivatorii pot interveni în creşterea producţiei la hectar. Se asigură o mai bună acoperire a solului cu masă vegetativă şi o creştere a numărului de cariopse pe metrul pătrat. Densităţile foarte mari pot avea însă un efect negativ.

Seceta are un efect dăunător asupra producţiei de cariopse şi a calităţii acesteia.

Stresul hidric din timpul perioadei de creştere activă reduce semnificativ producţia de cariopse la hibridul *Volga*, în timp ce hibrizii *Fundulea 320* şi *Fundulea 332/85* s-au dovedit a fi mai rezistenţi (Ţerbea ş.a., 1994). Seceta inhibă acumularea substanţelor de rezervă şi datorită acestui fapt cariopsele sunt numai parţial umplute cu substanţe de rezervă. Acest fenomen este cunoscut sub denumirea de şiştăvire.

Perioada critică la secetă corespunde cu înfloritul sau cu perioada ce urmează imediat după acesta. În plantele cultivate în condiţii de stres hidric s-a constatat scăderea potenţialului hidric din ovarul şi stilul florilor. Fecundarea poate să aibă loc în condiţiile unui potenţial hidric de –1,0 MPa, dar ca urmare a faptului că zigoţii avortează imediat după fertilizare, numărul de cariopse care se formează este redus (Westage şi Boyer, 1986).

Westage (1994) a constatat că stresul hidric din perioada de depozitare a substanţelor de rezervă determină scurtarea perioadei de depozitare, determină deshidratarea prematură a endospermului şi embrionului, reducând masa acestora cu 16 %, şi scăderea potenţialului osmotic al embrionului seminal la –2,2 ... –2,6 MPa.

Rezistenţa la secetă a plantelor de porumb este o caracteristică genetică şi este determinată, după Morizet ş.a. (1991), de numeroşi factori:

Morfologici: grosimea frunzelor şi a cuticulei, structura mezofilului, numărul şi caracteristicile stomatelor, suprafaţa radiculei etc.

Fiziologici: intensitatea fotosintezei, transpiraţiei, fluorescenţa clorofilei, capacitatea plantei de a absorbi apa, deficitul de saturaţie cu apă, formele de apă, reglarea osmotică, viteza de translocare a substanţelor etc.

Biochimici: prezenţa acidului abscisic, a enzimelor (proteaze, superoxiddismutază, ribulozo-1,5-difosfat carboxilază, nitratreduc-

tază, α-amilază), prolinei, glucidelor reducătoare etc. Stresul hidric determină redistribuirea şi acumularea acidului abscisic în ţesuturile plantei de porumb. Creşterea concentraţiei acestui hormon în apoplastul celulelor stomatice reduce conductibilitatea acestora. Acidul abscisic modulează expresia genelor care stimulează toleranţa ţesuturilor la deshidratare (Bray, 1993) şi determină diminuarea potenţialului hidric foliar (Tuberosa ş.a., 1994).

Rezistenţa la secetă este pusă în evidenţă de indicele de secetă care reprezintă raportul dintre producţiile obţinute pe parcelele neirigate şi pe cele irigate. Valoarea acestui indicator variază în funcţie de genotip între 0,22 şi 0,90. Perioada cea mai sensibilă la secetă este cea de înflorire (Robelin, 1984).

Prezenţa celulelor buliforme (acvifere sau motrice) în epiderma superioară a frunzelor facilitează răsucirea frunzelor în perioadele cu stres hidric, ceea ce reduce energia calorică acumulată, determină acoperirea stomatelor şi diminuarea intensităţii procesului de transpiraţie.

Seceta afectează metabolismul azotului şi în special activitatea nitratreductazei, dar aprovizionarea normală a plantelor cu apă determină reversibilitatea rapidă a acestei reacţii.

Consumul de apă în luna iunie, în condiţiile unei aprovizionări corespunzătoare, este de 155 mm/lună, iar pe întreaga perioadă de vegetaţie este de 550 mm (Morizzet şi Merrien, 1992).

Porumbul este o plantă sensibilă la **temperaturile coborâte**, care pot reduce numărul de seminţe care germinează şi să prelungească durata perioadei de germinare–răsărire. Hodges ş.a. (1997) consideră că evaluarea rezistenţei la temperaturi coborâte se poate face prin studiul plantelor în perioada de germinare–răsărire şi în etapa timpurie de creştere.

Plantele tinere de porumb pot supravieţui la temperaturi cuprinse între 0 şi 6 °C şi îşi pot continua creşterea la temperaturi cuprinse între 10 şi 15 °C (Stamp, 1984). După Greaves (1996), plantele de porumb rezistă la temperaturi cuprinse între 0 °C şi – 1,5 °C. La temperaturi cuprinse între – 2,0 şi – 3,0 °C apar leziuni, dar liniile tolerante pot rezista până la temperatura de – 3,9 °C.

Hibrizii de porumb proveniţi din regiunile temperate se caracterizează printr-un ritm mai mare al ratei de creştere, printr-o creştere mai mare a suprafeţei foliare, o intensitate mai mare a fotosintezei nete, un indice mai mic al suprafeţei foliare şi o eficienţă sporită a utilizării radiaţiilor solare (Verheul ş.a., 1996).

Temperatura scăzută reduce intensitatea procesului de fotosinteză, ritmul de translocare a substanţelor de rezervă şi în final acumularea acestor substanţe în cariopse.

Rezistenţa la temperaturi coborâte este un proces complex, determinat de mai mulţi factori. Expunerea la temperaturi coborâte pozitive a plantelor sensibile determină o fotoinhibiţie şi acumularea de specii reactive de oxigen, cu capacitate mare de oxidare: superoxid, peroxid de hidrogen şi radicali hidroxili. Aceşti radicali care se formează în cantităţi reduse în condiţii normale sunt biodegradaţi de plante cu ajutorul unor enzime specifice: superoxid dismutaza localizată în cloroplaste, citosol şi mitocondrii, ascorbat peroxidaza, monodehidroascorbat reductaza, glutation reductaza localizate în cloroplaste şi catalaza localizată în peroxizomi şi glioxizomi. Speciile sensibile la temperaturi coborâte au o capacitate redusă de antioxidare (Jahnke ş.a., 1991), respectiv o capacitate redusă de neutralizare a speciilor reactive de oxigen. Hodges ş.a. (1997) au precizat că activitatea catalazei, monoascorbat dehidrogenazei, a ascorbat dehidrogenazei şi concentraţia de glucide sunt indicatorii optimi pentru aprecierea sensibilităţii la frig a plantelor de porumb.

Un rol deosebit în sporirea rezistenţei ţesuturilor la temperaturi coborâte pozitive îl are conţinutul în prolină liberă din ţesuturi şi stabilitatea membranelor plasmatice (Petcu şi Ţerbea, 1995). Variaţia conţinutului în prolină în timpul călirii la temperatura de 2 °C şi stabilitatea membranelor plasmatice (la –10 °C) sunt într-o relaţie directă cu indicele de necrozare. Balotă şi Ţerbea (1994) consideră că termostabilitatea membranelor poate constitui un test pentru selecţia hibrizilor de porumb rezistenţi la stresul produs de temperaturile ridicate.

Goring (1979) a studiat rezistenţa plantulelor de porumb la secetă, salinitate şi la temperaturi coborâte. Din datele obţinute a rezultat că prolina s-a acumulat în celulele rădăcinii şi ale tulpinii şi mai ales în celulele cu vacuolizare redusă. Aceasta sugerează că prolina se acumulează în citoplasmă şi are rol în menţinerea gradului de hidratare a proteinelor, în diferite condiţii de stres. Cantitatea de prolină care se acumulează variază în funcţie de sensibilitatea soiului la factorii de stres.

Aplicarea erbicidelor la culturile de porumb are efecte diferite asupra proceselor fiziologice din aceste plante. Astfel, Nemat-Alla şi Younis (1995) au constatat că după 120 de ore de la aplicarea acestor substanţe greutatea plantelor de porumb a scăzut în cazul plantelor la care s-a aplicat Trifluralin, Alachlor şi Atrazin. Substanţa uscată so-

lubilă a scăzut mai evident în cazul aplicării Trifluralinului. Activitatea fenilalaninamoniu liazei şi a calcon izomerazei a fost stimulată în cazul aplicării Alachlorului şi a Rimsulfuronului şi scade după aplicarea Trifluralinului. Compuşii hidroxifenolici prezintă o acumulare în cazul aplicării Alachlorului şi a Rimsulfuronului şi scad în cazul aplicării Trifluralinului şi a Atrazinului. S-a constatat, de asemenea, acumularea antocianilor în cazul aplicării Alachlorului şi scăderea acestora în cazul aplicării Atrazinului.

Activitatea fenilalaninamoniu liazei (PAL) şi a calcon izomerazei a crescut sub acţiunea erbicidelor Alachlor şi Rimsulfuron şi a scăzut sub influenţa Trifluralinului şi a Fluometuronului. Alachlorul şi Rimsulfuronul determină acumularea compuşilor hidroxifenolici, în timp ce Trifluralinul şi Atrazinul determină scăderea conţinutului acestora. Antocianii evidenţiază o creştere cantitativă în prezenţa Alachlorului şi a Rimsulfuronului şi o scădere în prezenţa Trifluralinului, Fluometuronului şi a Atrazinului (Nemat-Alla şi Younes, 1995).

Argandona şi Corcuera (1984) au determinat în fasciculele secundare ale frunzelor de porumb un conţinut de acid hidroxamic de 8 mmol/kg substanţă proaspătă şi de 4,2 mmol în restul frunzei. Autorii consideră că această substanţă este implicată în asigurarea rezistenţei la atacul insectelor. Simcor ş.a. (1995) au constatat că locusul mdm1 din cromozomul 6 conferă plantelor de porumb rezistenţă la atacul produs de viruşi.

Pe măsură ce procesul de depozitare a asimilatelor se apropie de sfârşit, are loc trecerea spre faza de senescenţă. Aceasta se caracterizează prin:

- scăderea intensităţii procesului de fotosinteză cu 42,8–52,9 % faţă de valoarea determinată în faza de încetare a creşterii frunzelor;
- creşterea de 2,2–2,6 ori a permeabilităţii membranelor plasmatice din celulele frunzelor faţă de valoarea determinată în faza de creştere a frunzelor;
- scăderea cu 7,1–21,9 % a conţinutului în clorofilă totală din frunze faţă de conţinutul maxim determinat.

Pe parcursul perioadei de păstrare a cariopselor au loc modificări fiziologice şi biochimice, care conduc la scăderea capacităţii germinative şi a ratei de creştere a embrionului. Un rol deosebit îl au glucidele. Biodegradarea diglucidelor poate modifica efectul protector al acestora asupra integrităţii structurale a membranelor (Crowe ş.a., 1984) sau poate limita capacitatea seminţelor de a menţine faza vitrificată (lichid necristalină), cu vâscozitate mare (Williams şi Leopold,

1991). Principala substanţă cu rol protector asupra integrităţii membranelor plasmatice din cariopsele de porumb este zaharoza, asociată cu cantităţi mici de rafinoză, stahioză şi verbascoză (Crowe şi Crowe, 1986). Zaharoza este unul din glucidele care se poate vitrifica, iar rafinoza poate mări efectul protector al zaharozei, prin limitarea cristalizării (Gaffrey ş.a., 1988).

Bernal-Lugo şi Leopold (1992) au precizat că glucidele solubile din embrionul seminţelor de porumb pot avea rol protector sau pot contribui la producerea de modificări deteriorative.

Intensitatea procesului de respiraţie a cariopselor se menţine la valori scăzute: 0,026 mg CO_2/kg/h, la umiditatea relativă a aerului de 11 % şi temperatura de 37,8 °C (Burton, 1982) şi creşte la 0,76 mg CO_2/kg/h, la umiditatea de 17 %. Aceste cifre scot în evidenţă faptul că seminţele uscate de porumb au un metabolism lent şi ca urmare necesarul lor de energie biochimică, utilizată ca energie de întreţinere, este relativ scăzut.

BIBLIOGRAFIE

Abutalybov, M.G., Samedova, A.D. – Mineral Nutrition of Plants. Sofia, 1979, 99–102.

AGPM – ITCF – La culture du mays. Documentation AGPM, 1973.

Akatsuka, T. şi *Nelson, O.E.* – J. Biol. Chemistry. 1966, 241, 2280–2285.

Aldrich, S.R. şi *Leng, E.R.* – Modern Corn Production. The Farm Quarterly. Cincinati, Ohio, 1966.

Aldrich, S.R. ş.a. – Modern Corn Production. Ed. a 3-a, Champaign, 1986.

Allison, J.C. şi *Weinmann, H.* – Plant. Physiol. 1970, 46, 435–436.

Argandona, V.H. şi *Corcuera, L.J.* – Ann. Meet. Am. Soc. Plant. Physiol. Davis, 1984.

Atwell, B.G. ş.a. – Plant. Physiol. 1988, 72, 15–22.

Azaizeh, H. şi *Stendle, E.* – Plant. Physiol. 1991, 97, 1136–1145.

Baba, T., Yamazaki, K. – Crop Sci. 1996, 36, 1574–1579.

Balotă, M. şi *Ţerbea, M.* – Romanian Agricultural Research. 1994, 2, 45–50.

Bandurski, R.S. ş.a. – Plant. Physiol. 1984, 74, 284–288.

Basseth, P. şi *Westgate, M.E.* – Crop Sci. 1993, 33, 271–275.

Bell, M.E. – Devlopment of the Embryo of Zea in Relation to Position on the ear. M.S. Thesis, Iowa State Univ. 1952.

Berke, T.G., Rocheford, T.R. – Crop Sci. 1995, 35, 1542–1549.

Bernal-Lugo, I. şi *Leopold, A.C.* – Plant. Physiol. 1992, 98, 1207–1210.

Bertrand, M. ş.a. – în Physiologie et production du mais. INRA, Paris, 1991, 153–160.

Bethenod, O. şi *Tardieu, P.* – în Physiologie et production du mais. INRA, Paris, 1991, 106–111.

Bewley, J.D. şi *Black, M.* – Physiology and Biochemistry of Seeds. Berlin, Heidelberg, New York, 1982.

Bîlteanu, Gh. şi *Bîrnaure, V.* – Fitotehnie, vol. 1. Bucureşti, 1989.

Bonfante, P. ş.a. – Plant. J. 1996, 9, 737–743.

Bonhomme, R. ş.a. – J. Agric. Res. 1982, 60, 25–37.

Bonhomme, R. ş.a. – Maydica. 1984, 29, 101–107.

Bonhomme, R. ş.a. – Agron. J. 1991, 83, 153–157.

Bonnett, O.T. – J. Agric. Res. 1940, 60, 25–37.

Bonnett, O.T. – Bull. Univ.III. Agr. Expt. Sta. 1953, 568.

Boulnois, S. – Contribution a l'etude de l'impact des facteurs du milieu sur les qualites amidonnieres et energietiques du grain du mais. Memoire de fin detude. INRA. Colmar, 1987.

Bourdu, R. – în Physiologie et production du mais. INRA, Paris, 1991, 17–19.

Bourdu, R. şi *Bonsser, A.* – în Physiologie et production du mais. INRA, Paris, 1991, 19–29.

Brageon, J. – J. Microsc. 1973, 16, 233–242.

Bronver, R. ş.a. – în Plant. Response to Climatic Factors. UNESCO, Paris, 1970, 169–174.

Brouwer, R. ş.a. – Plant. Response to Climatic Factors. Proc. Uppsala Symp. 1973, 169–174.

Burkey, K.O. – Plant. Physiol. 1992, 98, 1211–1213.

Burneau, J.M. ş.a. – Plant. Physiol. 1991, 96, 473–478.

Burr, B., Burr, F. – Trends Genet. 1991, 7, 55–61.

Burton, W.G. – Plant. Physiology of Food Crops. London, New York, 1982.

Caligado, M.C. şi *Brown, D.M.* – Agric. Meteorol. 1975, 14, 357–367.

Chisnell, J.R. – Plant. Physiol. 1984, 74, 278–283.

Cirilo, A.G., Andrade, F.H. – Crop Sci. 1994, 34, 1039–1043.

Cirilo, A.G., Andrade, F.H. – Crop Sci. 1996, 36, 325–331.

Claristensen, L.E. ş.a. – Plant. Physiol. 1991, 68, 1180–1185.

Clark, R.B., Zeto, S.R. – Soil. Biol. Biochem. 1996, 28, 1505–1511.

Clark, R.B., Zeto, S.R. – J. Plant. Nutr. 1996, 19, 247–264.

Conley, T.R. ş.a. – Plant. Physiol. 1997, 113, 219–226.

Cooper, P. ş.a. – Plant. Physiol. 1984, 75, 431–441.

Cowe, H. şi *Crowe, L.M.* – În Membranes Metabolism and Dry Organisms. New York, 188–209.

Cox, W.J. – Agron. J. 1996, 88, 489–496.

Crowe, L.M. ş.a. – Biochem Biophys. Acta. 1984, 769, 141–150.

Dai, Q. ş.a. – Phylippine J. Crop Sci. 1993, 18, 51.

Daynard, T.B. – Proc. 24 th. Ann. Corn and Sorghum Res. Conf. 1969, 24, 49–54.

Daynard, T.B. şi *Duncan, W.G.* – Sixty first Ann. Meeting Am. Soc. Agron. Cicago, 1969.

Daynard, T, B. ş.a. – Crop Sci. 1969, 9, 831–834.

Daynard, T.B. şi *Duncan, V.S.* – Crop. Sci. 1989, 9, 473–476.

Deleens, E. ş.a. – Plant. Physiol. Biochem. 1987, 25, 567–572.

Dilova, M. – Mineral Nutrition of Plants. Sofia, 1984, vol. IV, 71–74.

DiTomaso, J.M. ş.a. – Plant. Physiol. 1992, 98, 611–620.

Dobley, J. ş.a. – Nature, 1997, 386, 485–488.

Dobrescu, A. şi *Chihaia, O.* – Lucrări ştiinţifice USAB. Seria A. Bucureşti, vol.XXXVI, 1993.

Doncheva, S. ş.a. – Mineral Nutrition of Plants. Sofia, 1984, vol. IV, 103–107.

Dorvillez, D. ş.a. – în Physiologye et production du mays. INRA, Paris, 1991, 229–234.

Dumas, C. – în Physiologie et production du mais. INRA, Paris, 1991, 201–206.

Duncan, W.G. şi *Hesketh, J.D.* – Crop Sci. 1986, 8, 670–674.

Duncan, W.G. – Proc. 27 th. Ann. Corn and Sorghum Res. Conf. ASTA, 1973, 159–167.

Duncan, W.G. – în Crop Physiology, Evans edit., Cambridge, Londra, New York, Melburn, 1978.

Duperon, F. – C.R. Acad. Sci. Paris, 1958, 246, 298.

Duprat, F. ş.a. – Les polimers vegetaux. Paris, 1982.

Dupuis, I., Dumas, C. – Plant. Physiol. 1990, 94, 665-670.

Dure, L.S. – Plant. Physiol. 1960, 35, 925–934.

Dure, C. ş.a. – în Physiologie et production du mais. INRA, Paris, 1991, 83–89.

Duvick, D.N. – Development and Variation of the Maize Endosperm. Ph. D. Dissertation. Wasinghton Univ. St. Louis, 1951.

Duvick, D.N. – Cereal Chem. 1961, 38, 374–384.

Edelman, J. ş.a. – J. Expt. Bot. 1959, 10, 178.

Enstone, D.E. şi *Peterson, C.A.* – Can. J. Bot. 1992, 70, 1502–1512.

Epstein, E. ş.a. – Plant. Physiol. 1980, 65, 415.

Eseau, K. – Plant. anatomy. New York, 1965.

Evans, M.N. – Plant. Physiol. 1991, 95, 1–5.

Evans, M.M.S., Poething, R.S. – Plant. Physiol. 1995, 108, 475–487.

Faleiros, R.R.S. ş.a. – Crop Sci. 1996, 36, 947–954.

Faustino, F.C. ş.a. – Phylippine J. Crop Sci. 1997, 22, 21.

Felker, F.C. şi *Shannon, J.C.* – Plant. Physiol. 1980, 65, 864–870.

Francis, C.A. ş.a. – Crop Sci. 1970, 10, 465–468.

Frosard, J.S. ş.a. – în Physiologie et production du mais. INRA. Paris, 1991, 47–53.

Frosard, J.S. – Agronomie, 1985, 5, 719–725.

Frosard, J.S. – Agronomie. 1986, 6, 401–408.

Fujita, Y. ş.a. – Soil Sci. Plant. Nutr. 1995, 41, 587–596.

Gaffrey, M. ş.a. – Plant. Physiol. 1988, 86, 754–758.

Gay, J.P. – în Physiologie du mais. INRA, Paris, 1984, 1–11.

Gay, J.P. ş.a. – în Physiologie et production du mais. INRA, Paris, 1991, 91–99.

Georgieva V., Kudrev, T. – Mineral Nutrition of Plants. Sofia, 1979, vol. II, 231–235.

Gianffret, C. ş.a. – în Physiologie et production du mais. INRA, Paris, 1991, 143–151.

Girardi M.L. şi *Melis, A.* – Arch. Biochem. Biophys. 1983, 224, 19–28.

Girardin, P. – Agron. J. 1985, 77, 171–174.

Girardin, P. şi *George, F.* – în Physiologie et production du mais. INRA, Paris, 1991, 61–67.

Girardin, P. – în Physiologie et production du mais. INRA, Paris, 1991, 187–200.

Gomez, J. ş.a. – Nature. 1988, 334, 262–264.

Goring, H. – Mineral Nutrition in Plants. Sofia, 1979, 103–117.

Goytino, B. şi *Gay, J.P.* – în Physiologie et production du mais. INRA, Paris, 1991, 207–214.

Gradinarsky, L. – Mineral Nutrition of Plants. Sofia, 1979, vol. II, 153–156.

Gregory, N. şi *Bourdu, R.* – în Physiologie et production du mais. INRA, Paris, 1991.

Griffth, S.M. ş.a. – în Plant. Biology, vol.1, New York, 1986.

Grigoriev, G.I. – Mineral Nutrition of Plants. Sofia, 1984, vol. III, 83–86.

Grigorieva, M. ş.a. – Mineral Nutrition of Plants. Sofia, 1979, 147–163.

Gringrich, J.R. şi *Russel, M.B.* – Soil Sci. 1957, 84, 185–194.

Groves, J.A. – J. Exp. Bot. 1996, 296, 307–323.
Hagemann, R.H. şi *Flesher, D.*– *Arch. Biochem. Biophys.* 1960, 87, 203.
Hallauer, A.R. şi *Russell, W.A.* – Crop Sci. 1962, 2, 286–294.
He, C.J. ş.a. – Plant. Physiol. 1992, 98, 137–142.
He, C.J. ş.a. – Plant. Physiol. 1996, 36, 463–472.
Herbert, Y. ş.a. – în Physiologie et production du mais. INRA, Paris, 1991, 215–225.
Hesketh, D. ş.a. – Crop Sci. 1969, 9, 460–463.
Hesketh, D. şi *Harrington, L.J.* – Agron. J. 1989, 81, 696–701.
Hodges, D.M. ş.a. – Crop Sci. 1997, 37, 850–856.
Holdimann, P. ş.a. – Plant. Cell Environ. 1996, 19, 85–92.
Hume, D.J. şi *Campbell, D.K.*– Can. J. Plant. Sci. 1972, 52, 363–368.
Ignatov, G., Kudriev, T. – Mineral Nutrition of Plants. Sofia, 1979, 119–132.
Ignatov, G. ş.a. – Mineral Nutrition of Plants. Sofia, 1984, vol. III, 91–98.
Ignatov, G. ş.a. – Mineral Nutrition of Plants. Sofia, 1984, vol. IV, 95–98.
Ingle, J. ş.a. – Plant. Physiol. 1964, 39, 735–740.
Ivanko, S. – Mineral Nutrition of Plants. Sofia, 1979, 383–416.
Jacob, J. şi *Lawlor, D.W.* – Plant. Physiol. 1992, 98, 801–807.
Jahnke, L.S. ş.a. – Plant. Cell Environ. 1991, 14, 97–104.
Jannette, E. – în Physiologie et production du mais. INRA, Paris, 1991, 39–45.
Johnson, D.R. şi *Tanner, J.W.* – Crop Sci. 1972, 12, 485–486.
Jones, A.M. ş.a. – Plant. Physiol. 1991, 97, 352–358.
Jones, R.J. ş.a. – Crop Sci. 1985, 25, 830–834.
Jones, R.J. ş.a. – Crop Sci. 1996, 36, 301–306.
Jordan, M.O. ş.a. – Agronomie. 1992, 12, 15–30.
Kamenova-Youhimenko, S. ş.a. – Mineral Nutrition of Plants. Sofia, 1984, vol. III, 357–360.
Karlen, D.L. ş.a. – Agron. J. 1988, 80, 363–368.
Kasperbauer, M.J., Karlen, D.L. – Crop Sci. 1994, 34, 1564–1569.
Keller, P. şi *Denel, H.* – Pflanzenernahr. Dug. Bodenk. 1957, 79, 119–131.
Kiesselbach T.A. – Res. Bull. Univ. Nebr. Agr. Expt. Sta. 1949, 161.
Kirchanski, S.J. – Am. J. Bot. 1975, 62, 695–705.
Knowles, R.V. ş.a. – Am.Soc. Plant. Physiol. Maryland, 1986.
Koshiba, T. ş.a. – Plant. Cell Physiol. 1995, 36, 1503–1510.
Labarca, C.L. ş.a. – Biochem. Biophys. Res. Commun. 1965, 20, 641–646.
Lamaze, T. ş.a. – în Physiologie et production du mais. INRA, Paris, 1991, 113–121.

Lampe, L. – Bot. Gaz. 1931, 91, 337–376.

Landry, J. – în Physiologie du mais. INRA, Paris, 1984, 287–302.

Largeau, J. – în Physiologie et production du mais. INRA, Paris, 1991, 259–279.

Lebedev, L. ş.a. – Mineral Nutrition of Plants. Sofia, 1984, vol. IV, 91–94.

Ledent, J.F. şi *Mouraux, D.* – în Physiologie et production du mais. INRA, Paris, 1991, 253–258.

Leipner, J. ş.a. – Plant. Cell Environ. 1997, 20, 366–372.

Lerma, C. ş.a. – Plant. Physiol. 1991, 95, 1113–1119.

Letham, D.S. – Life Sci. 1963, 2, 569–573.

Leverone, L.A. ş.a. – Plant. Physiol. 1991, 96, 1070–1075.

Loomis, R.S. ş.a. – Crop Sci. 1986, 8, 352–356.

Mander, L.N. ş.a. – Phytochemistry. 1996, 43, 23–28.

Mayer, A.M. şi *Poliakoff-Mayber, A.* – The germination of Seeds. Oxford, New York, Toronto, Sydney, Paris, Frankfurt, 1982.

Mena, M. ş.a. – Plant. J. 1995, 8, 845–854.

Miller, C.O. – Ann. N.Y. Acad. Sci. 1967, 144, 251–257.

Moore, R. şi *Smith, J.D.* – Ann. Meeting of the Am. Soc. Plant. Physiologists. Davis. 1984.

Morizet, J. ş.a. – în Physiologie et production du mais. INRA, Paris, 1991, 167–174.

Morrison, T.A. ş.a. – Crop Sci. 1994, 34, 1055–1060.

Muchow, R.C., Sinclair, R.T. – Crop Sci. 1994, 34, 721–727.

Muhitch, M.J. ş.a. – Plant. Physiol. 1995, 107, 757–763.

Murata, T. ş.a. – Biochem. Biophys. Res. Commun. 1965, 18, 371–376.

Mureşan, T. ş.a. – Analele ICCPT, vol. XXXVI, 1979, 193–204.

Nelson, O. şi *Pan, D.* – Ann. Rev. Plant. Physiol. Plant. Mol. Biol. 1995, 46, 475–496.

Nemat-Alla, M.M., Younes, N.E. – J. Exp. Bot. 1995, 46, 1731–1736.

Nie, G.Y. şi *Baker, N.R.* – Plant. Physiol. 1991, 95, 184–191.

Ober, E.S. ş.a. – Plant. Physiol. 1991, 97, 154–164.

Ohlrogge, A.J. – Plant. Food Review. 1958, 4, 4–6.

Otegui, M.E. ş.a. – Crop Sci. 1997, 37, 448–455.

Otegui, M.E., Melon, S. – Crop Sci. 1997, 37, 441–447.

Ou Lee, T. şi *Setter, T.L.* – Plant. Physiol. 1985, 79, 852–855.

Palladina, T.A. – Mineral Nutrition of Plants. Sofia, 1984, vol. III, 21–27.

Pellerin, S. şi *Tardieu, F.* – în Physiologie et production du mais. INRA, Paris, 1991, 123–131.

Pelleschi, S. ş.a. – Plant. Cell Environ. 1997, 20, 493–503.

Petcu, E. şi *Ţerbea, B.* – Analele ICCPT, vol. LXII, 1995, 325–332.

Peters, D.B. ş.a. – Agr. J. 1971, 63, 809.

Peterson, T. – Genetics. 1990, 126, 469–476.

Picard, D. ş.a. – Agronomie. 1985, 5, 667–676.

Pintus, M.J., Belcher, A.R. – Crop Sci. 1994, 34, 458–461.

Plamer, S.J., Davies, W.J. – J. Exp. Bot. 1996, 47, 339–347.

Plenet, D. ş.a. – în Physiologie et production du mais. INRA, Paris, 1991, 367–382.

Porter, G.A. ş.a. – în Regulation of Carbon and Nitrogen Reduction and Utilisation in Mayze. Rockville, Meryland, 1986.

Pozuelo, J.M. ş.a. – Plant. Physiol. 1984, 74, 256–260.

Prioul, J.L. ş.a.– în Physiologie et production du mais. INRA, Paris, 1991, 239–244.

Pritchard, J. ş.a. – Plant. Physiol. 1990, 93, 222–230.

Purohit, S. – Hormonal Regulation of Plant. Growth. Dordrecht, Boston, Lancaster, 1987.

Randolph, L.F. – J. Agric. Res. 1936, 53, 881–916.

Rauser, W.E. ş.a. – Plant. Physiol. 1991, 97, 128–138.

Rayapati, P.J. şi *Stewart, C.R.* – Plant. Physiol. 1991, 95, 787–791.

Reddy, V.M. şi *Daynard, T.B.* – Maydica. 1983, 28, 329–335.

Rhodes, D. şi *Rich, P.J.* – Plant. Physiol. 1988, 88, 102–108.

Ristic, Z. ş.a. – Plant. Physiol. 1991, 97, 1430–1434.

Rivin, C.J. şi *Grudt, T.* – Plant. Physiol. 1991, 95, 358–365.

Robelin, M. – Journee Int. Irrig. AGPM Pau, 1963.

Robelin, M. – în Physiologie du mais. INRA, Paris, 1984, 445–476.

Rochette, P. ş.a. – Agron. J. 1996, 88, 627–635.

Romero, L. – J. Plant. Nutr. 1996, 19, 1257–1267.

Ruget, F. – Agronomie. 1981, 1, 601–610.

Ruget, F. – în Physiologie et production du mais. INRA, Paris, 1991, 161–166.

Ruget, F. – în Physiologie et production du mais. INRA, Paris, 1991, 233–238.

Sachs, M.M. ş.a. – J. Exp. Biol. 1996, 47, 1–15.

Saglio, P. – în Physiologie et production du mais. INRA, Paris, 1991, 55–60.

Salvador, R.J. – Simulation of Kernel Development and Assimilate Partitioning in Maize. Ph. D. Thezis Iowa State Univ. 1988.

Sandras, V.O. ş.a. – Maydica. 1985, 30, 3766.

Sarquis, J.I. ş.a. – Plant. Physiol. 1991, 96, 1171–1177.

Schmidt, R.J. ş.a. – The Plant. Cell. 1993, 5, 729–737.

Schussler, J.R., Westgate, M.E. – Crop Sci. 1994, 34, 1569–1576.

Schwartz, M. ş.a. – Physiol. Plant. 1986. 67. 485–492.

Shannon, J.C. – Proc. 33 th. Ann. Corn and Sorghum Res. Conf. 1978, 33, 78–94.

Shannon, J.C. şi *Dougherty, C.T.* – Plant. Physiol. 1972, 49, 203–207.

Shannon, J.C. şi *Garwood, D.L.* – în Starch Chemistry and Technology. New York, 1984.

Shaw, R.H. şi *Thom, H.C.S.* – Agron. J. 1951, 43, 541–546.

*Silva, M.A.P.*ş.a. – Plant. Physiol. 1992, 98, 452–457.

Simcor, K.D. ş.a. – Theor. Appl. Genet. 1995, 90, 341–346.

Spollen, W.G. şi *Sharp, R.E.*– Plant. Physiol. 1991, 96, 438–443.

Spray, C.R. ş.a. – Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1996, 93, 10510–10518.

Stamp, P. – Adv. Agron. Crop Sci. 1984, 7.

Steven, J. ş.a. – Plant. Physiol. 1984, 74, 360–367.

Stoyanov, I. G. ş.a. – Mineral Nutrition of Plants. Sofia. 1979, 139–145.

Stoyanov, I.G., Moskova, D.D. – Mineral Nutrition of Plants. Sofia, 1979, vol. II, 263–269.

Stoyanov I.G. ş.a. – Mineral Nutrition of Plants. Sofia, 1984, vol. III, 133–136.

Stoyanov, P. – Mineral Nutrition of Plants. Sofia, 1984, vol. IV, 76–78.

Stoyanova, Z., Kudriev, T. – Mineral Nutrition of Plants. Sofia, 1979, vol. II, 162–166.

Stoyanova, Z., Kudriev, T. – Mineral Nutrition of Plants. Sofia, 1984, vol. IV, 59–62.

Ta, C.T. – Plant. Physiol. 1991, 97, 1375–1380.

Takahashi, H. ş.a. – Plant. Physiol. 1992, 98, 246–252.

Tardieu, F. şi *Davies, W.J.* – Plant. Physiol. 1992, 98, 540–545.

Taylor, L.P. – Crop Sci. 1995, 35, 1521–1526.

Taylor, L.P., Briggs, W.R. – Plant. Cell. 1990, 2, 115–127.

Thompson, C.J. şi *Greenway, H.* – Plant. Physiol. 1991, 96, 1294–1301.

Tiagarajah, M.P. şi *Hunt, L.A.* – Can. J. Bot. 1982, 60, 982–986.

Tollenaar, M. şi *Daymard, T.B.* – Can. J. Plant. Sci. 1978, 58, 199–206.

Tollenaar, M. – Crop Sci. 1989, 29, 1275–1279.

Trossard, J.S., Salaberry, M.T. şi *Friend, J.F.* – în Physiologie et production du mais. INRA, Paris, 1991.

Tuberosa, R. ş.a. – Crop Sci. 1994, 34, 1557–1563.

Tzen, J.T.C. ş.a. – Plant. Physiol. 1990, 94, 1282–1289.
Ţerbea, M. ş.a. – Analele ICCPT, vol. LIX, 1991, 233–246.
Ţerbea, M. ş.a. – Romanian Agricultural Research. 1994, 1, 41–44.
Ţerbea, M ş.a. – Romanian Agricultural Research. 1994, 1, 45–51.
Valle, E.M. şi *Heldt, H.W.* – Plant. Physiol. 1991, 95, 839–845.
Varlet-Graucher, C. ş.a. – Oecol. Plant. 1981, 2, 189–202.
Veit, B. ş.a. – The Plant. Cell. 1993, vol. 5, 1205–1215.
Verheul, M.J. ş.a., – Eur. J. Agron. 1996, 5, 31–43.
Voetberg, G.S. şi *Sharp, R.E.* – Plant. Physiol. 1991, 96, 1125–1130.
Volk, R.J. şi *Jackson, W.A.* – Ann. Meeting of the Am. Soc. of. Plant. Physiologists. Davis, 1984.
Watson, S.A. – în Corn Chemistry and Technology. St. Paul, 1987.
Zanoschi, V. şi *Toma, C.* – Morfologia şi anatomia plantelor cultivate. Bucureşti, 1985.
Zhu, G.L. şi *Stendle, E.* – Plant. Physiol. 1991, 95, 305–315.
Walker, R.B., Sarkar, A.K. – Mineral Nutrition of Plants. Sofia, 1979, 39–45.
Westage, M.E., Boyer, J.S. – Crop Sci. 1986, 26, 951–956.
Westage, M.E. – Crop Sci. 1994, 34, 76–83.
Westgate, M.E., Grant, D.L.T. – Plant. Physiol. 1990, 91, 862–867.
Williams, R.J. şi *Leopold, A.L.* – Plant. Physiol. 1991, 89, 977–981.
Wrischer, M. – Planta. 1989, 177, 18–23.

BCU IAŞI/CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

Capitolul 2
TRITICUM Spp. (GRÂUL)

Grâul reprezintă una din cele mai vechi plante cultivate, cunoscută de peste 10 000 de ani, şi totodată una din plantele care ocupă cele mai mari suprafeţe agricole.

2.1. Fiziologia germinării cariopselor de grâu

Sub denumirea de sămânţă se înţelege de fapt cariopsa, la care fructul şi sămânţa formează o unitate morfostructurală (*Fig. 2.1.*). Fructul este reprezentat de pericarp, care este alcătuit din câteva straturi de celule moarte, cu pereţii îngroşaţi. Stratul exterior, epicarpul, are o cuticulă groasă, iar cel interior, endocarpul, este format din celule lungi, tubulare, cu pori transversali şi este concrescut cu tegumentul seminal. Mezocarpul, cuprins între epicarp şi endocarp, prezintă două straturi de celule îngroşate, turtite şi un strat asemănător cu endocarpul, dar cu orientare perpendiculară faţă de acesta.

Tegumentul seminal este subţire comparativ cu pericarpul, apărând în secţiunea cariopsei sub forma unei dungi maronii. În zona şanţului median, tegumentul este mai îngroşat datorită prezenţei rafei şi a chalazei.

Între tegumentul seminal, endosperm şi embrion se interpune restul nucelar, foarte îngust şi mai dezvoltat în zona rafei.

Endospermul ocupă cea mai mare parte a seminţei. Este format dintr-un parenchim amilifer, alcătuit din celule mari, alungit-poliedrice, cu granule de amidon discoidale, de mărimi diferite (2–24 μ), având hilul punctiform, situat central. Granulele de amidon sunt situate într-o matrice de proteine de rezervă, prolamine, bogate în asparagină, glutamină şi prolină.

La exteriorul parenchimului amilifer se află un strat de celule cubice ce conţin aleuronă. Celulele acestui strat se micşorează simţitor

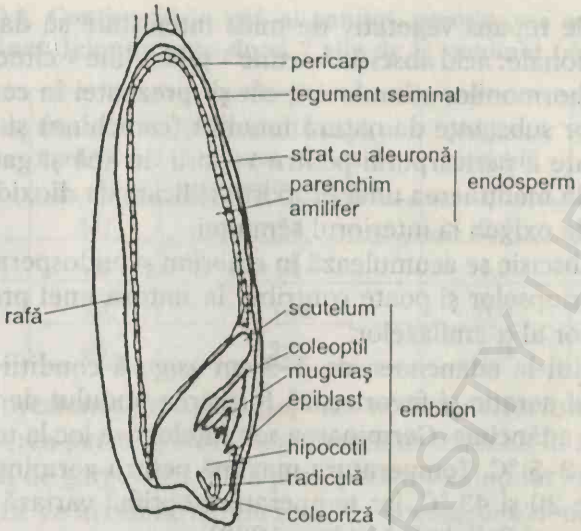

Fig. 2.1. Structura cariopsei de grâu

în zona rafei, iar la partea anterioară şi posterioară a embrionului stratul aleuronic se anastomozează. Celulele cu aleuronă conţin vezicule proteice numite granule cu aleuronă, precum şi sferozomi, mitocondrii, plastide, reticuli endoplasmatici etc. Granulele de amidon lipsesc din aceste celule. În matricea proteică a granulelor cu aleuronă se observă globoizi de fitină, particule de niacină ce conţin legaţi O-aminofenoli, proteine, glucide (zaharoză, rafinoză, fructani), acid ribonucleic, exo- şi endopeptidaze, vitamine etc. (Fincher, 1989).

Embrionul este compus din radicula protejată de coleoriză, hipocotilul foarte scurt (tulpiniţa), muguraş protejat de coleoptil, scutelum (cotiledon) şi epiblast (cotiledon rudimentar), care are o poziţie bazală şi oblică.

În zona scutelumului, care are pe partea dorsală un strat epitelial, format din celule cu pereţii subţiri, embrionul este uşor distanţat de parenchimul amilifer al endospermului, printr-o zonă separatoare, formată din celule aplatizate, în care nu sunt prezente granule de amidon.

La recoltare, cariopsele de grâu se află într-un repaus vegetativ de mică intensitate, care previne germinarea înainte de recoltare, în condiţiile umidităţii din câmp (Jensen, 1967). Cu toate acestea, în perioadele ploioase, când umiditatea relativă a aerului depăşeşte 97,7 %, seminţele de grâu ajunse la maturitate pot germina.

Starea de repaus vegetativ de mică intensitate se datorește balanței hormonale: acid abscisic/auxine + gibereline + citochinine, defavorabilă hormonilor stimulatori, cât și prezenței în cantitate mai mare a unor substanțe de natură fenolică (catechine) și permeabilității scăzute a pericarpului pentru vaporii de apă și gaze, ceea ce contribuie la menținerea unei proporții ridicate de dioxid de carbon și scăzute de oxigen la interiorul seminței.

Acidul abscisic se acumulează în embrion și endosperm în timpul formării cariopselor și poate contribui la sinteza unei proteine care este inhibitor al α-amilazelor.

Semănatul la adâncimea de 4–5 cm asigură condiții optime de umiditate și aerație și favorizează formarea nodului de înfrățire la 2,0–3,5 cm adâncime. Germinarea semințelor are loc la temperatura minimă de 3–5 °C. Temperatura maximă pentru germinare este cuprinsă între 30 și 43 °C, iar temperatura optimă variază între 15 și 31 °C (Mayer și Poliakoff-Mayber, 1982).

Umiditatea minimă a semințelor la care acestea pot germina este de 35–45 % din greutatea uscată, dar acest proces se desfășoară cu atât mai rapid, cu cât umiditatea este mai mare (Grahl, 1965).

Procentul de germinare a semințelor și viteza de creștere a plantulelor sunt dependente de umiditatea solului. După datele obținute de Dasberg (1971), creșterea conținutului în apă al solului de la 8,1 % la 13,6 % determină după 7 zile creșterea procentului de germinare a semințelor de la 90 % la 95 %, creșterea lungimii rădăcinii de la 2,0 la 5,9 cm și a tulpinii de la 0 la 4,0 cm (*Tabelul 2.1.*).

Germinarea semințelor în condiții de stres hidric este dependentă de vigoarea acestora. Laidman ș.a. (1979) consideră că vigoarea scăzută a embrionului semințelor de grâu este asociată cu pierderea progresivă a structurii membranelor plasmatice și uneori cu pierderea progresivă a controlului funcțiilor biochimice.

Excesul de apă generează, de obicei, condiții de anaerobioză, care au repercusiuni negative asupra procesului de germinare.

Perata ș.a. (1996) au constatat că anaerobioza determină scăderea concentrației de glucoză, fructoză și zaharoză din cariopse, iar după 4 până la 8 zile se produce moartea acestora.

Potențialul de apă al semințelor uscate de grâu depășește –4 000 bari, ceea ce determină pătrunderea rapidă a apei în interiorul acesteia. Reținerea apei de către substanțele coloidale din semințe printr-un proces de imbibiție determină creșterea evidentă a masei și volumului semințelor. Această creștere de volum a coloizilor seminali

Tabelul 2.1. **Conţinutul în apă al solului, germinarea seminţelor şi creşterea plantulelor de grâu după 7 zile de la semănat** (*după Dasberg, 1971*)

Conţinutul în apă al solului, %	Germinare,%	Conţinutul în apă al seminţei, % faţă de greutatea iniţială	Lungimea rădăcinii, cm	Lungimea tulpinii, cm
8,1	90	54	2,0	0
9,8	93	91	4,6	0,5
11,6	93	145	6,0	2,3
13,6	95	232	5,9	4,0

generează presiunea de imbibiţie, care constituie factorul determinant în ruperea pericarpului şi tegumentului seminal. În faza a doua a procesului de germinare masa proaspătă a seminţelor creşte foarte puţin, pentru ca în cea de a treia fază să se constate o nouă creştere a masei seminţelor, care se datorează sporirii conţinutului de compuşi osmotic activi, rezultaţi din hidroliza substanţelor de rezervă.

Seminţele uscate de grâu, puse în contact cu apa, pierd rapid o parte din conţinutul de ioni şi substanţe organice solubile. Aceasta este o dovadă că membranele plasmatice ale celulelor din seminţele uscate şi-au pierdut semipermeabilitatea lor caracteristică şi nu mai pot acţiona ca bariere selective, când sunt puse în contact cu apa. Într-o perioadă de câteva ore după imbibiţie, semipermeabilitatea membranelor se reface, prevenind pierderea în continuare a substanţelor solubile.

Larson (1968) a constatat că lezarea sau înlăturarea ansamblului epicarp-tegument seminal determină creşterea pierderilor de ioni şi substanţe organice solubile din cariopse, ceea ce conduce la diminuarea ritmului de creştere a plantulelor.

Seminţele uscate conţin mai multe sisteme enzimatice, dintre care unele sunt inactive, altele sunt inactivate reversibil, iar unele sunt active (Mayer, 1973). Bethke ş.a. (1996) consideră că în prima etapă a procesului de germinare are loc hidroliza proteinelor din granulele de aleuronă, reacţie catalizată de enzimele reactivate în timpul procesului de imbibiţie. În etapa a 2-a aminoacizii rezultaţi sunt utilizaţi în sinteza "de novo" a hidrolazelor, care în cea de a treia etapă determină hidroliza proteinelor din endosperm.

Biosinteza "de novo" a enzimelor necesită participarea acizilor nucleici. În cariopsele aflate în stare de repaus există ARNm inactiv, care

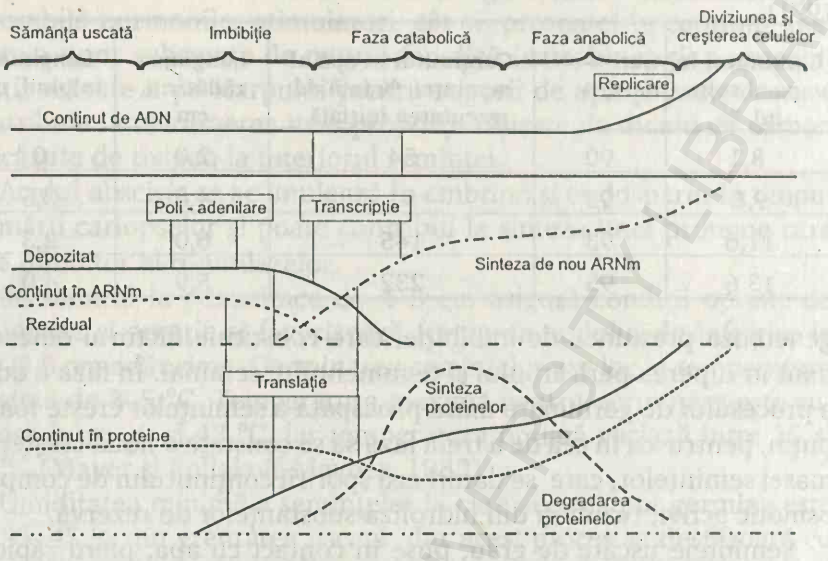

Fig. 2.2. Sinteza acizilor nucleici şi a proteinelor în timpul germinării cariopselor (Purohit, 1985)

în urma procesului de hidratare este activat, putând codifica biosinteza unor proteine sau protein-enzime (*Fig. 2.2.*). Biosinteza de noi enzime necesită formarea unui nou ARNm, care rezultă din duplicarea ADN-ului existent în nucleul din celulele cariopselor uscate sau a ADN-ului nou sintetizat (Purohit, 1985).

După Semeico (1957), modificarea conţinutului total de ARN al cariopselor nu este mare, datorită faptului că se modifică diferitele tipuri de ARN şi anume conţinutul în ARNr, ARNm etc.

În timpul germinării cariopselor are loc activarea progresivă a genelor (Lazarus ş.a., 1985). Expresia genelor rezultă din activarea transcripţiei. Astfel, ARNm care codifică biosinteza α-amilazei creşte de 100 de ori în 16 ore, în prezenţa unor concentraţii ridicate de gibereline. Cantitatea de ARNm este dependentă nu numai de rata transcripţiei genelor, dar şi de cea a biodegradării lor în citoplasmă. Se admite că durata de viaţă a unui ARNm este de circa 100 de ore.

Biosinteza enzimelor are loc în diferite părţi ale cariopsei. Astfel biosinteza α-amilazei are loc în celulele cu aleuronă, în timp ce bio-

sinteza lipazei şi a altor hidrolaze are loc în scutelum. Aceste enzime catalizează biodegradarea substanţelor de rezervă. Astfel, fitaza catalizează biodegradarea fitinei, lipaza catalizează biodegradarea lipidelor, iar endo- şi exopeptidaza, aminopeptidaza, carboxipeptidaza şi dipeptidaza catalizează biodegradarea proteinelor de rezervă.

α-Amilazele biosintetizate în reticulul endoplasmatic rugos din celulele cu aleuronă sunt transportate în complexul Golgi, de unde prin intermediul veziculelor golgiene ajung la nivelul plasmalemei. Printr-un proces de exopinocitoză, amilazele străbat plasmalema şi pe cale apoplasmică ajung până în pereţii celulelor endospermului, de unde prin endopinocitoză ajung în citoplasma acestor celule.

Hidroliza substanţelor din endosperm începe dinspre celulele cu aleuronă şi avansează spre scutelum.

În primele etape ale germinării, în celulele cu aleuronă se observă golirea veziculelor proteice, micşorarea dimensiunii sferozomilor, proliferarea reticulului endoplasmatic şi al complexului Golgi, iar mitocondriile au cristele bine definite. Modificări similare se constată şi în celulele scutelumului la care se observă în plus dispariţia pereţilor anticlinali şi formarea unor papile cilindrice, care au rol în translocarea substanţelor spre embrion.

În celulele endospermului are loc depolimerizarea substanţelor macromoleculare şi transportul substanţelor simple rezultate spre embrion. Într-o fază mai avansată a procesului de germinare are loc biodegradarea pereţilor celulari în prezenţa α-arabinofuranosidazei, endoxilanazei, exoxilanazei şi xilobiazei (Fincher, 1989).

Ritmul de biodegradare a substanţelor de rezervă este coordonat genetic prin biosinteza enzimelor (Lazarus ş.a., 1985), dar şi enzimele inactive din cariopse pot fi activate prin biodegradarea unui inhibitor enzimatic, prin eliberarea dintr-un organit celular, prin eliberarea dintr-un precursor care se biodegradează, prin legarea unei subunităţi enzimatice sau prin modificarea conformaţională a unei enzime inactive (Mayer şi Shain, 1974).

Cariopsele uscate de grâu conţin β-amilaze, care detaşează unităţi de maltoză din molecula de amidon, α-amilaze, care hidrolizează amidonul la maltoză şi glucoză, şi fosforilaze, care încorporează fosfatul în ultima moleculă de glucoză din amidon, pe care o desprinde ca glucozo-1-fosfat.

Determinările efectuate de Yocum (1925), pe parcursul procesului de germinare a cariopselor de grâu (*Tabelul 2.1.*), evidenţiază

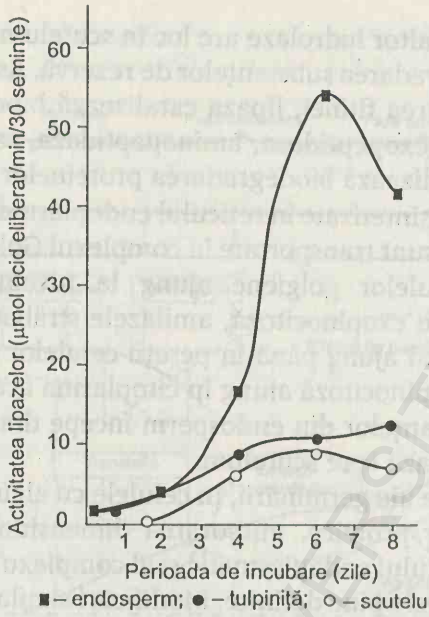

Fig. 2.3. Activitatea lipazelor din cariopsele germinate de grâu (Taverner şi Laidman, 1972)

scăderea conţinutului de amidon, în principal din endosperm şi acumularea glucidelor reducătoare în organele embrionului.

În seminţele cu un conţinut scăzut în lipide, aşa cum sunt cele de grâu, metabolizarea acestei substanţe este rapidă (Taverner şi Laidman, 1971). Astfel, conţinutul în lipide din endosperm scade de 1,9 ori în 12 zile, în acest ţesut fiind determinată cea mai intensă activitate a fosfolipazelor (*Fig. 2.3.*). În organele embrionului se constată însă creşterea conţinutului în lipide (*Tabelul 2.2.*), acest proces având la bază acetil CoA rezultată din biodegradarea glucozei prin ciclul glicolitic.

Biodegradarea substanţelor proteice din cariopsele uscate, aflate în stare de repaus vegetativ, este inhibată (Marcus, 1969). După imbibiţia cariopselor, are loc formarea poliribozomilor, iar ARNm preexistent se fixează pe aceştia (Brooker ş.a., 1977), codificând biosinteza proteazelor. Sinteza proteinelor este pusă în evidenţă de dinamica conţinutului în azot. Analizele efectuate de Yocum (1925) au precizat că proporţia de azot din endosperm scade şi în acelaşi timp se constată creşterea conţinutului de azot din muguraş, rădăciniţă şi în proporţie mai mică din tulpiniţă.

Tabelul 2.2. **Modificarea compoziţiei cariopselor de grâu în timpul germinării** (*după Yocum, 1925*)

Organul analizat	Nr. de zile	mg/100 cariopse sau părţi ale cariopselor						
		Subst. uscată	Lipide extrase în eter	Glucide reducătoare	Glucide totale	Dextrine	Amidon	Azot
Cariopsă	0	2.685	66,9	0	53,9	43,5	1.781,0	59,1
	1	2.708	63,1	0	44,7	82,0	1.621,3	54,4
	2	2.593	57,6	22,8	137,2	111,0	1.079,0	46,2
	3	2.544	51,0	83,1	121,4	81,3	1.343,5	48,8
Tulpiniţă	6	2.676	45,9	234,8	465,8	120,5	472,1	49,6
	9	2.383	95,3	117,3	208,9	86,5	117,5	63,3
	12	2.031	94,7	15,6	37,1	19,9	20,2	54,3
Muguraş	3	110	2,1	3,1	9,2	3,3	2,6	5,9
	6	383	8,7	13,6	20,4	9,6	2,9	14,8
	9	875	54,8	13,6	26,5	11,7	7,0	37,7
	12	1.054	68,3	0	4,1	3,0	0	34,8
Rădăciniţă	3	103	2,6	3,6	6,3	2,5	1,5	5,4
	6	286	6,1	8,5	14,8	5,2	0,6	7,5
	9	468	10,7	11,6	15,5	6,8	1,5	12,9
	12	691	10,2	7,2	12,5	7,8	2,3	15,9
Endosperm	3	2.332	46,3	76,5	105,9	75,4	1.339,5	37,6
	6	1.807	31,2	212,7	430,7	105,7	468,0	27,3
	9	839	29,7	102,1	167,0	60,1	109,0	12,8
	12	287	16,3	8,4	20,5	8,9	17,9	3,6

Proteinele de rezervă din cariopsele de grâu se află depozitate în stratul celulelor cu aleuronă, sub formă de granule de aleuronă şi în veziculele proteice. Acestea au diametrul cuprins între 1 şi 20 μ şi sunt acoperite de o membrană simplă. Ele sunt situate în celulele endospermului.

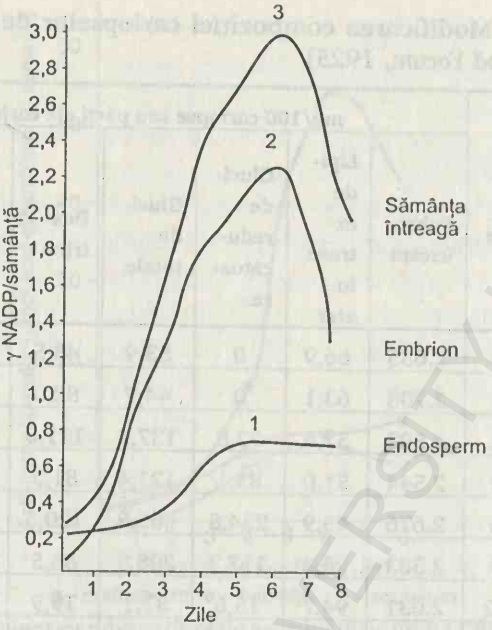

Fig. 2.4. Modificarea conţinutului în piridin nucleotide în timpul germinării cariopselor de grâu (Bevilacqua, 1955)

Fitina, sarea de calciu şi magneziu a acidului inozitohexafosforic, constituie rezerva fosfoorganică din cariopse. Această substanţă conţine 80 % din fosforul total, 12 % din calciul şi 1,5 % din magneziul total al cariopselor. Această substanţă se află depozitată în stratul celulelor cu aleuronă, în granulele de aleuronă şi este aproape absentă din veziculele proteice din endosperm.

Pe parcursul procesului de germinare a cariopselor de grâu, conţinutul în fitină scade, iar cel de fosfor anorganic creşte, în urma acţiunii hidrolitice a fitazelor. Peers (1953) a precizat că în cariopsele uscate de grâu aproximativ 80 % din fitază este prezentă în endosperm, 1 % în embrion şi restul în celelalte părţi ale cariopselor. Ca urmare a acţiunii fitazelor, circa 50 % din fitina din cariopse este hidrolizată pe parcursul a 7 zile de la declanşarea procesului de germinare.

Crinckshank şi Iserwood (1958) au identificat în seminţele în curs de germinare reacţiile de transaminare a glutaminei la acid oxalacetic, iar Albaum şi Cohen (1943) au constatat creşterea activităţii transaminazei pe parcursul acestei perioade. Glutamina joacă un rol-cheie în metabolismul aminoacizilor, iar glutamatul se formează

din glutamină, în prezenţa enzimei glutamat-oxoglutarat aminotransferază (GOT).

$$\text{Glutamină} + \alpha - \text{oxoglutarat} + \text{NADPH} + H^{+} \xrightarrow{\text{GOT}} \xrightarrow{\text{GOT}} 2\text{Glutamat} + \text{NADP}^{+}$$

În cariopsele cerealelor, scutelumul joacă un rol important în metabolismul compuşilor cu azot. Acesta acţionează ca un intermediar între endosperm şi embrion, având capacitatea de a absorbi prin stratul epitelial peptidele şi aminoacizii din endosperm. În scutelum peptidele sunt hidrolizate cu ajutorul peptidazei, iar aminoacizii rezultaţi sunt transportaţi la embrion, unde sunt utilizaţi pentru creşterea acestuia (Sopanen, 1980).

În procesul de metabolizare a azotului din cariopsele în curs de germinare participă şi azotul mineral, absorbit din soluţia solului. La 3 zile după semănat activitatea nitratreductazei din radiculă reprezintă mai mult de 50 % din activitatea totală din plantulă. În părţile aeriene, activitatea acestei enzime depăşeşte 50 % din activitatea totală, după 4 zile, şi ajunge la 90 %, după 6 zile (Bazzigalupi ş.a., 1992).

Conţinutul în piridin nucleotide din cariopsele de grâu creşte pe parcursul procesului de germinare (Bevilacqua, 1955). În cazul endospermului, creşterea proporţiei de piridin nucleotide durează 5 zile, după care ponderea acestora rămâne constantă, în timp ce în embrion, conţinutul acestei substanţe scade marcant, după această perioadă (*Fig. 2.4.*).

O dată cu mobilizarea substanţelor de rezervă din endospermul cariopselor are loc şi biodegradarea pereţilor celulari. Arabanoxilanii sunt biodegradaţi în prezenţa endoxilanazei, exoxilanazei, xilobiazei şi α-arabinofuranozidazei, iar β-glucanii sunt biodegradaţi în prezenţa enzimei β-glucan endohidrolază (Fincher şi Stone, 1986).

Ca urmare a biodegradării substanţelor de rezervă se obţin compuşi intermediari, care sunt utilizaţi pentru producerea energiei biochimice în procesul de respiraţie sau pentru sinteza unor substanţe necesare la creşterea embrionului (*Fig. 2.5.*). Intensitatea procesului de respiraţie a cariopselor de grâu puse la germinat creşte de la 0,25 µl CO_2/g/h, la cele aflate în starea de repaus vegetativ, până la 210 µl CO_2/g/h, după 18 ore de imbibiţie (*Fig. 2.5.*). Câtul respirator creşte de la 1,11 la 1,33 după 6 ore de imbibiţie, pentru ca ulterior să scadă la 1,14, după 18 ore de imbibiţie (Levari, 1960).

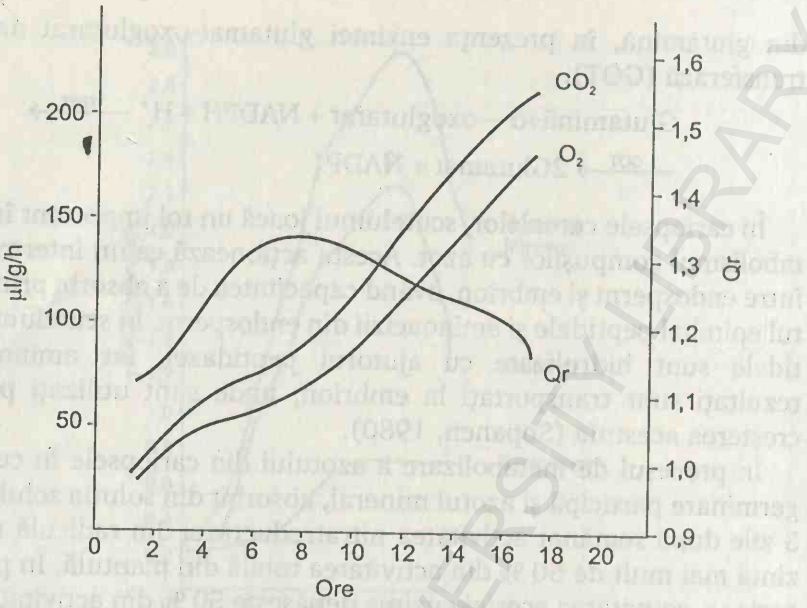

Fig. 2.5. Variaţia intensităţii respiraţiei şi a câtului respirator, în timpul germinării cariopselor de grâu (Levari, 1960)

Controlul procesului de germinare se realizează prin intermediul hormonilor. După Khan (1975), giberelinele au un rol primar în acest proces, în timp ce citochininele au un rol secundar. Hormonii se leagă de receptor specifici (Trewavas şi Jones, 1981), iar complexul receptor-hormon induce sinteza unor enzime specifice, modifică permeabilitatea membranelor plasmatice, stimulează diviziunea celulelor sau extensia acestora şi modifică activitatea pompelor de protoni.

2.2. Creşterea plantelor de grâu

Pe parcursul procesului de creştere şi dezvoltare a plantelor de grâu se deosebesc următoarele faze:

1. Răsăritul.
2. Începutul înfrăţitului.
3. Înfrăţitul.
4. Sfârşitul înfrăţitului.
5. Începutul alungirii paiului.
6. Apariţia primului nod.
7. Apariţia nodului al doilea.
8. Apariţia ultimei frunze.

9. Ligula vizibilă.
10.1. Teaca este desfăcută.
10.2. Apariţia spicului; 1/4 înspicat.
10.3. 1/2 Înspicat.
10.4. 3/4 Înspicat.
10.5. Toate spicele ieşite din teacă.
10.5.1. Începutul înfloritului.
10.5.2. Înfloritul mijlocului spicului.
10.5.3. Sfârşitul înfloritului; înfloritul bazei spicului.
10.5.4. Formarea cariopsei.
11. Maturarea cariopsei.
11.1. Maturitatea în lapte.
11.2. Maturitatea în ceară.
11.3. Maturitatea în pârgă.
11.4. Maturitatea deplină.

Aceste faze se desfăşoară într-o perioadă de vegetaţie mai lungă în cazul soiurilor de toamnă şi într-o perioadă mai scurtă în cazul celor de primăvară.

Procesul de creştere a embrionului are două faze. În prima fază are loc alungirea radiculei, pe baza extensiei celulare, iar cea de a

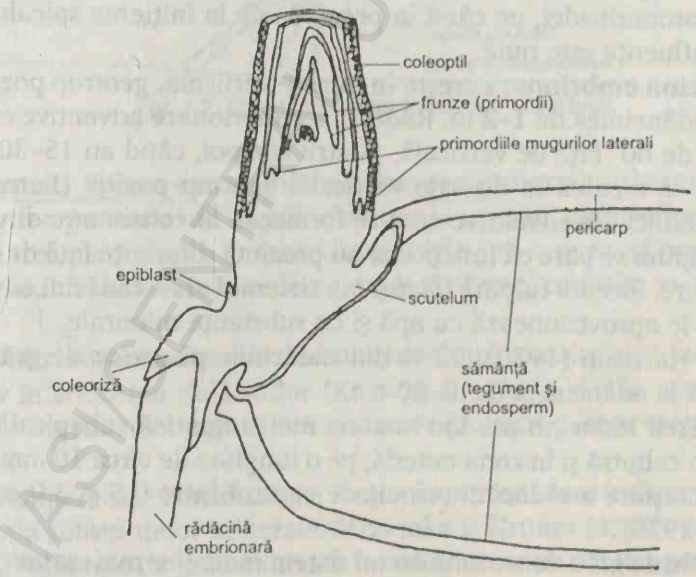

Fig. 2.6. Structura plantulei de grâu

BCU IAŞI SCIENTIFIC UNIVERSITY LIBRARY

doua se caracterizează prin iniţierea diviziunii celulare, mobilizarea rezervelor şi translocarea substanţelor rezultate din procesele de hidroliză spre embrionul care începe să crească. Scutelumul are rolul de a absorbi produsele de hidroliză a substanţelor de rezervă din endosperm şi de a le transporta spre radiculă şi mugurașul embrionului.

După fisurarea pericarpului şi a coleorizei, rădăcina embrionară urmată de două radacini adventive embrionare pătrunde în sol, iar coleoptilul se orientează spre suprafaţa solului. Hipocotilul are o mică extindere şi din această cauză creşterea este epicotilă (*Fig. 2.6.*). Apexul mugurașului la adăpostul coleoptilului produce noi internoduri scurte, articulate prin noduri, apexul rămânând o perioadă mai lungă sub nivelul solului. La nodurile inferioare, încă de timpuriu începe formarea rădăcinilor adventive. Coleoptilul se alungeşte, străbate solul şi sub protecţia lui cresc primele frunze (*Fig. 2.7.*).

Viteza de răsărire a plantelor este dependentă de lungimea coleoptilului şi de rezervele de substanţe nutritive din endosperm (Williams, 1960).

Slafer ş.a. (1994) menţionează că perioada de la semănat la răsărit durează între 15 şi 16,3 zile şi în această perioadă plantulele nu sunt influenţate de durata fotoperioadei. În perioada de la răsărit la iniţierea spicului plantulele sunt influenţate pozitiv de creşterea duratei fotoperioadei, pe când în perioada de la iniţierea spicului la anteză influenţa este nulă.

Rădăcina embrionară creşte în poziţie verticală, geotrop pozitiv, până la adâncimea de 1–2 m. Rădăcinile embrionare adventive cresc în unghi de 60° faţă de verticală, pentru ca apoi, când au 15–30 cm lungime, să crească în direcţie verticală, geotrop pozitiv (Barnard, 1971). Rădăcinile adventive care se formează în continuare din nodurile tulpinii se pare că funcţional nu prezintă diferenţe faţă de cele embrionare. Fiecare tulpină (frate) are sistemul ei de rădăcini adventive care le aprovizionează cu apă şi cu substanţe minerale.

După Harrison (1970), 73 % din rădăcinile plantelor de grâu se formează la adâncimea de 0–30 cm.

Creşterea rădăcinii are loc în zona meristematică subapicală, situată sub caliptră şi în zona netedă, pe o lungime de circa 10 mm. Viteza de creştere a rădăcinii principale variază între 0,5 şi 3,0 cm/zi (Barley, 1970).

Soiurile de grâu de toamnă au un sistem radicular mai extins comparativ cu al celor de primăvară (Troughton,1962). De asemenea, mărimea sistemului radicular diferă în funcţie de soi şi de condiţiile

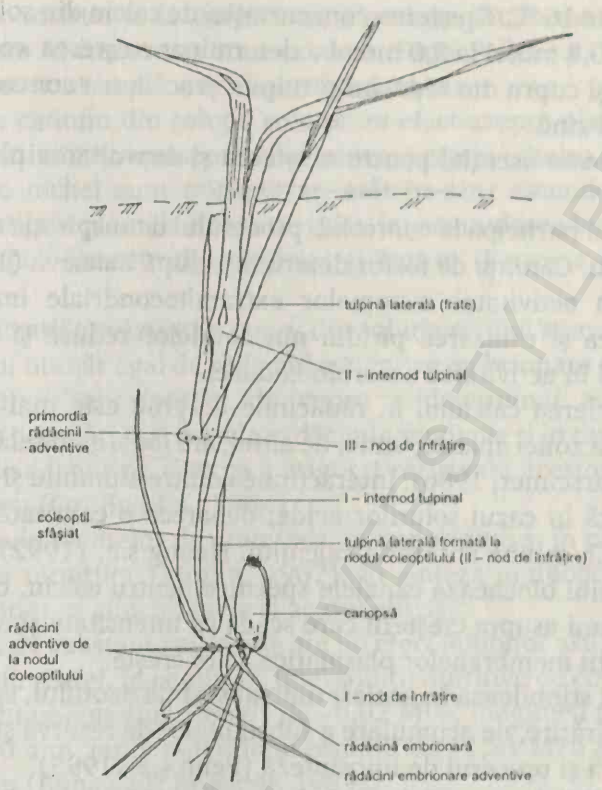

Fig. 2.7. Plantulă de grâu în faza de trei frunze

climatice. Seceta determină moartea perişorilor absorbanţi, iar prelungirea perioadei de secetă conduce la uscarea rădăcinilor. Aprovizionarea plantelor cu cantităţi limitate de apă determină proliferarea sistemului radicular în vederea explorării unei cantităţi mai mari de sol.

Substanţele minerale din soluţia solului constituie un factor limitativ în creşterea rădăcinilor (Kostic ş.a., 1957), dar în acelaşi timp creşterea rădăcinii reprezintă un factor limitativ pentru creşterea tulpinii.

Temperatura constituie un factor important care influenţează absorbţia substanţelor minerale. Miyasaka şi Grunes (1997) au constatat că plantele de grâu cultivate în soluţii nutritive la temperatura de 8 °C au acumulat în rădăcini şi tulpini un conţinut mai mic de fosfor, sulf, cupru, zinc şi mangan, comparativ cu plantele cultivate la tem-

peratura de 16 °C. Creşterea concentraţiei de calciu din soluţia nutritivă de la 0,2 mmol la 5,0 mmol a determinat creşterea conţinutului de fosfor şi cupru din rădăcini şi tulpini şi scăderea concentraţiei de mangan şi zinc.

Azotul este esenţial pentru creşterea şi dezvoltarea plantelor de grâu.

Fosforul participă la controlul procesului de respiraţie a rădăcinilor de grâu. Carenţa de fosfor determină, după Zaitseva (1984), modificări în activitatea sistemelor extramitocondriale implicate în producerea şi utilizarea piridin nucleotidelor reduse şi determină modificări în activitatea ascorbinoxidazei.

Pătrunderea calciului în rădăcinile de grâu este mai intensă în apropierea zonei apicale, unde, de altfel, are loc şi acumularea aluminiului (Marschner, 1986). Interacţiunea dintre aluminiu şi calciu este importantă în cazul solurilor acide, deoarece o cantitate de 5–20 μmol Al Cl_3 inhibă absorbţia calciului. Huang ş.a. (1992) consideră că aluminiul blochează canalele specifice pentru calciu, ceea ce are repercusiuni asupra creşterii care scade ca intensitate şi asupra permeabilităţii membranelor plasmatice, care creşte.

Calciul stimulează în acelaşi timp absorbţia azotului, sporeşte ritmul de înfrăţire, de acumulare a substanţelor de rezervă şi, probabil, stimulează şi procesul de fotosinteză (Fenn ş.a., 1995).

În condiţii de carenţă de fier, plantele de grâu formează fitosiderofori, substanţe care sunt absorbite cu uşurinţă de rădăcinile plantelor de grâu.

Pătrunderea sulfului în celulele rădăcinii de grâu se face printr-un transport facilitat, prin transport pasiv şi prin difuziune (Jensen şi Konig, 1982). Cocco ş.a. (1980) au precizat că transportul sulfului este coordonat de genele care reglează sinteza şi degradarea transportorilor proteici. Activitatea transportorilor pentru sulf este supusă unui mecanism *feedback* negativ, datorat concentraţiei intracelulare de sulf sau prezenţei aminoacizilor cu sulf (Smith, 1980).

O carenţă uşoară de zinc reduce acumularea substanţei uscate din tulpini şi stimulează acumularea în rădăcini. Carenţa severă de zinc determină creşterea cu 3–4 % a concentraţiei de fosfor din frunzele bătrâne, pe care apar pete necrotice datorate carenţei de zinc şi toxicităţii fosforului. Aceasta reduce cu 40 % acumularea substanţei uscate din întreaga plantă (Weeb şi Loneragan, 1988).

Soiurile rezistente la excesul de aluminiu pot forma complexe Al-malat sau Al-fosfat care sunt exudate. După Pellet ş.a. (1996), în acest proces sunt implicate cel puţin două gene.

Ionii de cadmiu din soluţia solului au efect asupra plasmalemei, inhibând activitatea transportorilor pentru potasiu (Cseh ş.a., 1979).

Ionii de nichel sunt transportaţi atât în sens ascendent, cât şi descendent prin plantele tinere de grâu, iar acumularea lor are loc în ţesuturile nou-formate din rădăcini şi frunze (Petrovic şi Kastori, 1979).

Concentraţiile scăzute de cupru din soluţia solului stimulează formarea unui număr egal de rădăcini adventive embrionare şi adventive. Creşterea concentraţiei de cupru a determinat acumularea acestuia în cantităţi mai mari în rădăcinile seminale şi în cantităţi mai mici în cele adventive, ceea ce a asigurat rezistenţa acestora la excesul de cupru (Ozolina ş.a., 1984).

Rădăcinile plantelor de graminee au importanţă şi în procesul de reducere a nitraţilor (Muflin, 1967), în sinteza aminoacizilor şi a unor hormoni ca citochininele şi acidul abscisic.

Excesul de substanţe minerale are un efect inhibitor asupra creşterii rădăcinii. Astfel, în condiţiile unei soluţii nutritive cu concentraţia de săruri cu potenţialul osmotic de –0,02 MPa, lungimea rădăcinii a fost de 600 mm, iar la potenţialul osmotic de –1,31 MPa a fost doar de 300 mm (Bonaziz şi Bruckler, 1989).

Excesul de umiditate din sol produce fenomenul de *hipoxie*, care se manifestă prin reducerea creşterii rădăcinii şi a tulpinii, acumularea substanţei uscate şi a producţiei de cariopse. Buwalda ş.a. (1988) au constatat că expunerea plantulelor timp de 6 zile şi a plantelor mature timp de 26 zile la condiţii de hipoxie (0,008 moli O_2/m^3) a determinat depolarizarea rapidă a membranelor de la –120 mV la –80 mV, ceea ce a determinat un eflux de potasiu din celule în soluţia solului.

Adaptarea plantelor la condiţiile de anaerobioză constă în formarea de aerenchimuri în rădăcină, care sunt cu atât mai evidente, cu cât creşte durata hipoxiei şi prin formarea de rădăcini adventive (Huang ş.a., 1994). Astfel, aerenchimurile se formează la 5 cm de apexul rădăcinii, după 14 zile de anaerobioză şi devin mai evidente după 21 zile, iar conductibilitatea stomatelor creşte în primele 5 zile de hipoxie şi scade rapid după 7 zile.

Acidul 2,4-diclorfenoxiacetic utilizat ca erbicid, în concentraţie de 10^{-6} mol, produce dereglări în procesul de creştere a rădăcinilor, dar

nu dereglează semnificativ transportul şi acumularea substanţelor minerale (Zsoldos şi Haunold, 1979).

Plantele de grâu pot forma cu ciupercile din genul *Glomus* micorize vezicular arbusculare. Maier ş.a. (1995) au constatat că micoriza realizată cu ciuperca *Glomus intraradices* nu modifică concentraţia substanţelor fenolice din celulele rădăcinii plantei-gazdă. S-a constatat însă acumularea unui glicozid terpenoid: blumenol (derivat ciclohexenol), a cărui concentraţie este direct proporţională cu gradul de colonizare a rădăcinii.

Tulpina-pai (culm) este alcătuită din noduri pline şi internoduri fistuloase şi are înălţimea cuprinsă între 0,3 şi 1,5 m, în funcţie de soi.

Internodurile bazale sunt scurte, ceea ce indică faptul că elongaţia are loc numai după inducţia florală (Chinay şi Nanda, 1951). Acest fapt prezintă însemnătate în sensul că formarea spicului poate crea o concurenţă pentru produşi fotosintetizaţi, ceea ce determină scăderea ritmului de creştere a tulpinii în această perioadă.

Creşterea tulpinii are loc tardiv şi se realizează cu participarea meristemului intercalar situat la baza internodurilor. Internodurile se alungesc începând cu cele de la baza tulpinii, iar internodul superior ajunge să aibă cea mai mare lungime.

În structura tulpinii de grâu, sub epiderma în care stomatele formează şiruri longitudinale, se află hipoderma alcătuită din sclerenchim şi zone insulare de parenchim asimilator, acestea din urmă fiind mai dezvoltate la internodurile superioare.

La unele soiuri parenchimul asimilator şi sclerenchimul sunt înlocuite la internodul bazal de ţesut parenchimatic neasimilator, după cum sunt şi soiuri la care hipoderma este reprezentată la acest internod numai de sclerenchim.

Sub cele câteva straturi ale hipodermei se află fascicule conducătoare dispuse biciclic, ciclul exterior este format din fascicule extrem de mici dispuse într-un inel sclerenchimatic, iar cel intern este format din fascicule dispuse într-un parenchim fundamental, care delimitează lacuna centrală (Zanoschi şi Toma, 1985).

În parenchimul fundamental al tulpinilor mature se depozitează glucide sub formă de zaharoză. Acest proces este activ mai ales în perioada înfloritului, când seminţele nu s-au format, suprafaţa frunzelor este maximă, iar cea a tulpinilor şi rădăcinilor este minimă. Aceste glucide provin direct din procesul de fotosinteză, fapt confirmat de cercetările efectuate cu carbon marcat (^{14}C), efectuate de Stoy (1963). Concentraţia de glucide din tulpini, la 10–12 zile după înflo-

rit, este de 250–380 mg/g substanţă uscată şi scade la maturitatea fiziologică a cariopselor la 50 mg/g substanţă uscată (Davidson şi Chevalier, 1992).

Rawson şi Evans (1971) au precizat că soiurile de grâu cu talie mare nu sunt mai dependente de rezervele din tulpină, comparativ cu cele cu talie mică şi nu sunt mai capabile să extragă substanţele nutritive din acestea în condiţii de fotosinteză redusă.

În cazul grâului de toamnă care parcurge perioada de iarnă în faza de tufă procesul de creştere scade ca intensitate sau încetează complet. Toamna se realizează creşterea rezistenţei plantelor la îngheţ prin "călire".

Trunova (1965) a constatat că aclimatizarea plantelor prin expunerea 3 zile la – 3 °C, şi câte o zi la – 6 °C, –9 °C şi – 12 °C a determinat scăderea temperaturii de îngheţ de la – 14 °C la – 26 °C. În acest timp conţinutul plantelor în fructani scade şi creşte cel de zaharoză, fructoză şi glucoză.

În cazul grâului, cât şi al altor cereale, în afara tulpinii rezultate din tulpiniţa embrionului se formează şi alte tulpini denumite fraţi. Astfel, după germinarea cariopselor, în apexul tulpinii are loc iniţierea primordiilor mugurilor laterali, care vor forma fraţii embrionari. La nodurile inferioare ale tulpinii, care sunt foarte apropiate între ele, se găsesc frunze reduse la teacă, la baza cărora se formează câte un mugur din care va rezulta o nouă tulpină, frate tulpinal.

Bîlteanu şi Bîrnaure (1989) menţionează că la 10–12 zile de la răsărire creşterea în lungime a tulpiniţei încetează, iar în apropiere de suprafaţa solului se formează nodul de înfrăţire, din fiecare nod al acestuia se formează câte un lăstar cu rădăcini adventive. Numărul fraţilor variază cu specia, soiul, mărimea şi vigoarea seminţei, intensitatea luminii, durata fotoperioadei, temperatura şi aprovizionarea acestora cu apă şi cu substanţe minerale.

Un rol deosebit în procesul de înfrăţire îl au hormonii şi, mai ales, citochininele, care se biosintetizează în rădăcinile plantelor. Aceşti hormoni stimulează procesul de înfrăţire în cazul în care plantele de grâu au fost fertilizate cu azot nitric şi amoniacal. Wang şi Below (1996) consideră că fertilizarea mixtă stimulează biosinteza citochininelor şi transportul acestora în tulpină.

Procesul de înfrăţire se desfăşoară toamna, până când temperatura scade sub 5 °C şi poate continua în timpul iernii, când temperatura creşte peste această limită. Primăvara, când începe alungirea paiului,

procesul de înfrăţire încetează. Acest proces este inhibat şi de auxinele care se biosintetizează în spice, după înflorit.

Adâncimile mici de semănat favorizează procesul de înfrăţire. În aceste condiţii, aproximativ 90% din mugurii formaţi la baza coleoptilului pot produce fraţi (Rawson, 1971).

Condiţiile nefavorabile de mediu au un efect redus asupra iniţierii mugurilor în apex, dar au un efect marcant asupra creşterii ulterioare a acestora. Astfel, înfrăţirea este favorizată de intensitatea luminoasă mărită şi de aportul de substanţe nutritive. Rolul temperaturii este controversat. Friend (1966) a obţinut procentul maxim de înfrăţire la temperatura de 25 °C, în timp ce Rawson (1971) a obţinut acelaşi efect la temperaturi coborâte, iar după Săulescu (1975) temperatura optimă de înfrăţire variază între 8 şi 12 °C.

În fazele iniţiale de creştere, fraţii sunt acoperiţi de teaca frunzei şi ei sunt dependenţi de aportul de substanţe nutritive din plantă. Independenţa, din punct de vedere nutriţional, se realizează când fraţii au trei frunze mature, iar rădăcinile adventive s-au format la baza lor.

În general, procesul de înfrăţire este inhibat în perioada de inducţie florală *(Fig. 2.8.)*, iar numărul de fraţi care se formează este dependent de soi şi de intensitatea radiaţiilor solare (Rawson, 1971). În acest proces are importanţă şi spectrul energiei solare evidenţiat

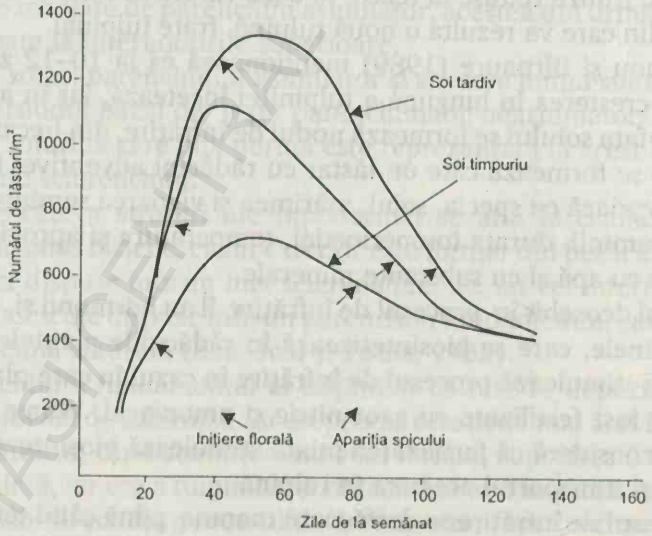

Fig. 2.8. Modificarea numărului de fraţi în funcţie de precocitatea soiului (Fischer, citat de Evans, 1982)

prin raportul dintre fitocromul activ şi cel total (Barnes şi Bugbee, 1991).

Fraţii formaţi tardiv, care nu se dezvoltă complet, au importanţă în fazele tardive de dezvoltare, pentru asigurarea unui surplus de substanţe nutritive tulpinilor purtătoare de spice (Lupton şi Pinthus, 1969). Producţia de cariopse sporeşte concomitent cu numărul de fraţi, iar producţia fraţilor este mai mare la cei de ordinul întâi, comparativ cu cei de ordinul doi şi trei.

Frunzele se formează din inelul iniţial al meristemului apical şi pe măsură ce internodurile se alungesc, frunzele se distanţează şi formează habitusul normal al plantei.

Temperaturile optime pentru formarea primordiilor foliare sunt asemănătoare cu cele de vernalizare. Astfel, la temperatura de 1 °C se formează un număr total de 6 primordii foliare, în timp ce la temperatura de 15 °C se formează 13,3 primordii foliare (Brooking, 1996).

Suma temperaturilor necesară pentru formarea unui nou primordiu foliar, respectiv filocronul, este de 76,9–79,6 grade-zi pentru *Triticum aestivum* şi *Triticum durum* (Frank şi Bauer, 1995). Longnoeker şi Robson (1994) au constatat că filocronul are valori mai mici în cazul tulpinii principale, comparativ cu fraţii, iar carenţa în azot reduce filocronul tulpinii principale.

Filocronul este influenţat şi de durata fotoperioadei. Slafer şi Rawson (1995) au constatat că fotoperioadele lungi de 18 ore determină formarea unui număr mai mare de primordii foliare, comparativ cu fotoperioadele de 12 ore, valoarea filocronului variind între 4,4 şi 5,1 zile/frunză.

Diviziunea celulelor de la baza primordiului foliar determină formarea tecii, iar a celor din partea terminală contribuie la conturarea limbului, a cărui alungire are loc prin activitatea meristemului intercalar de la partea bazală a limbului. Celulele rezultate din procesul de diviziune se diferenţiază dând naştere ţesuturilor definitive ale acestora. Astfel, mezofilul omogen bogat în cloroplaste prezintă o oarecare diferenţiere a celulelor, cele subepidermice, interfasciculare fiind mai alungite.

În epiderma superioară grupările de celule buliforme mărginite de celule stomatice au o frecvenţă mare, limbul prezentând la nivelul lor zone concave.

Numărul, mărimea, forma şi viteza de creştere a frunzelor sunt determinate de: data răsăritului, temperatură, intensitatea luminoasă, densitate, aportul de substanţe nutritive, deficitul hidric şi salinitate.

Filocronul reprezintă unităţile de temperatură exprimate în °C zi, necesare pentru apariţia a două frunze succesive, sau numărul de zile dintre acestea. Cao şi Moss (1989) au determinat filocronul la grâul de toamnă şi au constatat că variază în funcţie de temperatură între 57,2 grade-zi la temperatura de 7,5 °C şi 116,2 grade-zi la 25 °C. Apariţia frunzelor este mai puţin afectată de nutriţia minerală şi de stresul hidric, dacă acestea nu se află în limitele extreme. Grieve ş.a. (1994) au constatat că salinitatea determină creşterea filocronului, dar reduce suma gradelor de temperatură dintre răsărit şi faza reproductivă.

Cele mai mari dimensiuni ale frunzelor au fost obţinute la o intensitate luminoasă de 10 000–19 000 lx şi la temperatura de 20 °C (Friend ş.a., 1962). La temperaturi mai coborâte creşte lăţimea frunzelor, iar la temperaturi mai ridicate, lungimea lor (Chonan, 1971).

Distanţa de semănat este un factor important ce condiţionează gradul de recepţie a radiaţiilor solare şi în consecinţă a suprafeţei foliare. Shmatko şi Tkachuk (1984) au constatat că dacă se măreşte suprafaţa de nutriţie de la 25 cm^2 la 100 cm^2/plantă, suprafaţa frunzelor creşte de 1,24 ori, iar volumul cloroplastelor de 1,26 ori. Scăderea umidităţii solului de la 60 % la 30 % din capacitatea de câmp determină micşorarea diferenţelor, suprafaţa foliară fiind mai mare de 1,02 ori, iar volumul cloroplastelor de 1,05 ori.

Creşterea frunzelor este exponenţială şi este urmată în final de un declin (Williams, 1975). Grosimea frunzelor creşte timp de 8–15 zile după formarea lor, după care ritmul de îngroşare scade până la încetarea completă (Hoffmann, 1968).

Frunzele de grâu au pe faţa lor superioară 33 stomate/mm^2, pe faţa inferioară 14 stomate/mm^2, iar dimensiunile medii ale osteolei sunt de 18/7 μm (Sutclife, 1979). Numărul stomatelor scade de la frunzele superioare (58 stomate/mm^2) spre cele inferioare (Tschakalova şi Hoffmann, 1979).

Numărul de cloroplaste creşte de la frunzele bazale care au 50 cloroplaste/celulă spre frunzele superioare care au 160 cloroplaste/celulă (Boffey ş.a., 1979). Conţinutul în clorofilă are o variaţie similară cu a cloroplastelor. Astfel, frunzele bazale au avut 0,07 g clorofilă/m^2 suprafaţă foliară, în timp ce frunza a 7-a a avut 0,43 g/m^2 (Chuchalin ş.a., 1977).

Raportul clorofilă a/b are iniţial o valoare mai mare, pentru ca pe parcursul perioadei de vegetaţie să scadă (Feditke, 1973).

Grâul este o plantă cu tip fotosintetic C_3, intensitatea fotosintezei variind în funcţie de soi, intensitate luminoasă şi vârstă între 30 şi 70 mg $CO_2/dm^2/h$ (Evans şi Dunstone, 1970, Khan şi Tsunoda, 1970), şi respectiv între 0,06 şi 0,51 mg $CO_2/m^2/s$ (Wittenbach, 1979).

Intensitatea maximă a procesului de fotosinteză se realizează în faza de răsărit al plantulelor, când frunzele nu au realizat suprafaţa maximă, scade până la o săptămână după înflorit, după care se intensifică din nou şi scade în perioada de senescenţă (Rawson şi Evans, 1971). După Austin ş.a. (1985), intensitatea procesului de fotosinteză creşte în primele 10 zile după răsărit, urmată apoi de o diminuare până în faza de senescenţă (*Fig.2.9.*). Frederick (1997) a constatat că rata schimbului dioxidului de carbon şi conductibilitatea stomatelor din frunza-steag începe să scadă aproape o dată cu iniţierea depozitării substanţelor de rezervă în cariopse, în timp ce indicele suprafeţei foliare şi concentraţia azotului din frunze începe să scadă înaintea acestei etape.

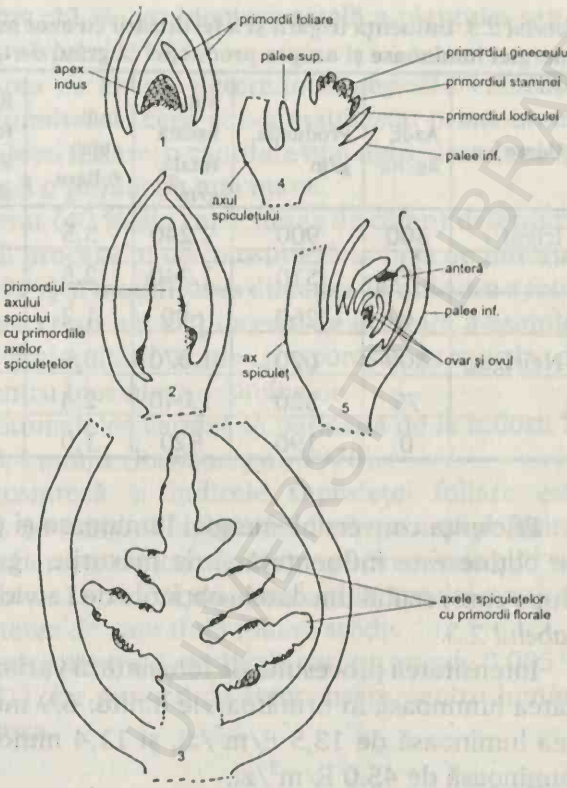

Fig. 2.9. Dinamica fotosintezei nete la frunzele de grâu (Austin ş.a., 1985)

Alţi factori care influenţează intensitatea procesului de fotosinteză sunt: vârsta frunzelor (Dunstone ş.a., 1973), caracteristicile anatomice ale acestora (Chonan, 1965), cerinţele pentru asimilate, conductibilitatea stomatelor, indicele suprafeţei foliare, concentraţia dioxidului de carbon etc.

Tabelul 2.3. **Influenţa irigării şi a fertilizării cu azot asupra eficienţei conversiei energiei luminoase şi asupra producţiei la grâul de toamnă**

Udare	Azot, kg/ha	Producţia, g/m^2	Subst. uscată totală, g/m^2	Indicele supr. foliare	Radiaţia fotosintetic activă, MJ/m^2/sezon	Eficienţa conversiei, g/MJ
Irigat	300	900	2.240	5,5	642	3,49
	75	510	1.240	2,5	491	2,53
	0	260	690	1,2	298	2,31
Neirigat	300	670	1.670	3,9	533	3,13
	75	320	1.040	2,4	419	2,48
	0	190	520	1,0	236	2,21

Eficienţa conversiei energiei luminoase şi producţia de grâu care se obţine este influenţată şi de măsurile agrotehnice aplicate, aşa după cum rezultă din datele obţinute de Lawlor (1993), prezentate în *tabelul 2.3.*

Intensitatea procesului de fotosinteză variază în funcţie de intensitatea luminoasă în următoarele limite: 6,9 mmol/m^2/s, la intensitatea luminoasă de 13,5 E/m^2/zi, şi 11,4 mmol/m^2/s, la intensitatea luminoasă de 45,0 E/m^2/zi.

Coeficientul de utilizare a energiei luminoase în procesul de fotosinteză este de 3,8 % (Zamfirescu, 1977).

Temperatura coborâtă determină la soiurile de grâu de toamnă şi de primăvară reducerea intensităţii procesului de fotosinteză cu 50–60 %, scăderea de două ori a raportului ATP/ADP şi scăderea de trei ori a vitezei de transport a electronilor, comparativ cu plantele expuse la temperatura de 20 °C. Nu s-au constatat modificări ale concentraţiei ribulozo-1,5-difosfat carboxilazei-oxidază (Savitch ş.a., 1997). Soiurile rezistente la frig au o intensitate fotosintetică mare şi din această cauză Hurry ş.a. (1995) consideră că aclimatizarea constă în menţinerea capacităţii fotosintetice şi reglarea activităţii enzimatice.

Al-Khatib şi Paulsen (1990) au urmărit comportarea plantulelor şi a plantelor mature din 10 genotipuri de grâu, în două condiţii de temperatură: 22/17 °C şi 32/27 °C. Rezultatele au evidenţiat că fotosinteza netă scade cu 32 şi, respectiv, 11 %, fluorescenţa clorofilei

scade cu 42 şi, respectiv, 11 %, iar biomasa totală a plantulei sau a plantei scade cu 32 şi, respectiv, 15 %.

Irigarea şi fertilizarea cu azot a determinat creşterea eficienţei conversiei radiaţiilor luminoase, ceea ce s-a manifestat printr-un indice mai mare al suprafeţei foliare, o cantitate mai mare de substanţă uscată acumulată şi deci o producţie mai mare.

Stresul hidric moderat (40 % din capacitatea de câmp) determină diminuarea intensităţii procesului de fotosinteză în faza de înflorire (Tkschuk şi Rozhko, 1979) şi modificarea direcţiei de utilizare a fotosintetizatelor. Astfel, s-a constatat că procesul de utilizare a asimilatelor pentru sinteza amidonului scade şi sporeşte proporţia de utilizare a acestora pentru biosinteza proteinelor.

Conductibilitatea stomatelor variază în perioada de la înflorit la recoltare între 3,3 şi 6,4 mm/s (Rawson ş.a., 1976).

Relaţia dintre fotosinteză şi indicele suprafeţei foliare este ilustrată în *figura 2.10.* Se remarcă faptul că asimilaţia netă pe unitatea de suprafaţă foliară creşte concomitent cu sporirea indicelui suprafeţei foliare până la 6. La valori mai mari, şi în special peste 9, asimilaţia netă pe unitatea de suprafaţă foliară scade.

Punctul de compensare pentru dioxidul de carbon este de 0,005 % (Devorak şi Natr, 1971), iar punctul de compensare pentru lumină creşte cu temperatura (Meidner, 1970).

Intensitatea procesului de fotosinteză în fenofazele târzii este corelată cu producţia care se realizează (Natr, 1966). Aceasta se datoreşte faptului că soiurile de grâu productive ajung târziu la faza de senescenţă.

Datorită acţiunii duble de carboxilază şi oxidază a ribulozo-1,5-difosfat carboxilazei, parte din carbonul fixat în procesul de fotosinteză este consumat în procesul de foto-

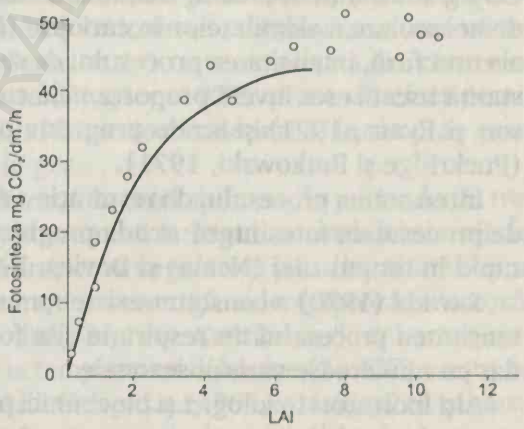

Fig. 2.10. Relaţia dintre fotosinteză şi indicele suprafeţei foliare (King şi Evans, 1967)

respiraţie. Intensitatea acestui proces creşte în limitele de temperatură cuprinse între 14 şi 35 °C (Jolliffe şi Tregunna, 1969). În primele 30 de zile de la anteză, intensitatea procesului de fotorespiraţie variază între 0,097 şi 0,170 mg $CO_2/m^2/s$, după Persker şi Apel (1976), şi între 0,088 şi 0,229 mg $CO_2/m^2/s$, după Thomas ş.a. (1978).

Holborook ş.a. (1984) au expus plantele de grâu la dioxid de carbon marcat ($^{14}CO_2$), iar după 2 minute au analizat compuşii solubili din apa din frunze. După 10 secunde dioxidul de carbon marcat a fost găsit în principal în esterii fosforici, iar după 2 minute în 18–29 % din carbonul marcat a fost găsit în glicină şi serină, ceea ce a sugerat existenţa unui proces intens de fotorespiraţie.

Senescenţa frunzelor de grâu este însoţită de scăderea conţinutului în clorofilă şi în ribulozo-1,5-difosfat carboxilază (Wardely ş.a., 1984). În frunzele senescente, Blank şi McKenon (1991) au identificat trei ribonucleaze: o ribonuclează acidă şi două ribonucleaze Wl_b şi Wl_c, care catalizează biodegradarea acizilor nucleici.

Intensitatea procesului de respiraţie variază cu soiul, vârsta şi organul analizat (Sawada, 1970). Intensitatea producerii dioxidului de carbon pe unitatea de substanţă uscată este similară în cazul frunzelor şi al rădăcinilor, dar mai coborâtă comparativ cu a tulpinilor tinere (Sawada, 1970). După încetarea creşterii, intensitatea acestui proces scade de la 7–10 mg CO_2/g substanţă uscată/h la 0,2–0,7 mg CO_2/g substanţă uscată/h, rămânând stabilă pe parcursul perioadei de acumulare a asimilatelor în cariopse (Rawson şi Evans, 1971). În această fază, intensitatea procesului de respiraţie pe unitatea de substanţă uscată este invers proporţională cu lungimea tulpinilor (Rawson şi Evans, 1971) şi scade progresiv pe măsura creşterii recoltei (Puckridge şi Ratkowski, 1971).

Intensitatea procesului de respiraţie a rădăcinilor este dependentă de procesul de fotosinteză: scade progresiv în timpul nopţii şi creşte rapid în timpul zilei (Neales şi Davies, 1966).

Savada (1970) a constatat existenţa unei corelaţii liniare între intensitatea procesului de respiraţie şi a fotosintezei plantelor tinere, dar cu numeroase variaţii sezonale.

Alţi indicatori fiziologici şi biochimici pentru mijlocul perioadei de vegetaţie a grâului sunt :

- Activitatea catalazei: 1 040–1 440 ml O_2/g/minut.
- Activitatea peroxidazei: 14,6–17,5 ml CO_2/g/15 minute.
- Activitatea ascorbinoxidazei: 0,8–1,8 ml O_2/g/15 minute.

- Conţinutul în ioni liberi: 23 400– 30 000 μS/g.
- Conţinutul în clorofilă totală: 262–355 mg/100 g frunză.

Principalii **factori externi** care influenţează procesul de creştere sunt:

Temperatura favorabilă pentru creşterea plantelor de grâu variază între 8 şi 10 °C până la alungirea paiului, între 14 şi 18 °C în perioada de alungire a paiului şi între 16 şi 18 °C la înspicare (Bîlteanu şi Bîrnaure, 1989).

Temperaturile coborâte pozitive (0–5 °C) inhibă activitatea enzimelor implicate în ciclul Calvin din soiurile de grâu sensibile la temperaturi coborâte (Hurry şi Hunter, 1991).

Expunerea o perioadă mai îndelungată a plantulelor de grâu la temperaturi coborâte (2 °C) a determinat creşterea conţinutului de acid linolenic din plantulele de grâu şi scăderea conţinutului de acid oleic şi linoleic, ceea ce determină creşterea valorii raportului C18:3/C18:2. În cazul soiurilor adaptate la temperaturi coborâte, modificarea valorii acestui raport este redusă, ca şi în cazul soiurilor cultivate la temperaturi ridicate (Skoczowski ş.a., 1994).

Prelungirea perioadei de creştere a grâului de toamnă la temperaturi coborâte (0–5 °C) este necesară pentru expresia genelor care determină rezistenţa la îngheţ. În procesul de adaptare la ger, sunt implicaţi cromozomii 5 A şi D (Krall, 1989), care, se pare, conţin principalele gene care influenţează rezistenţa la acest factor. Storlie ş.a. (1998) au constatat că intervalul dintre genele Vrn 1 şi Fr 1 din cromozomul 5 AL este implicat în coordonarea reacţiilor care conferă rezistenţa grâului la ger. Gena Vrn 1 este implicată în controlul cerinţelor pentru vernalizare (Pugsley, 1972) şi are un efect dominant pentru creşterea grâului în perioada de iarnă, în timp ce gena Fr1 controlează toleranţa la ger.

Adaptarea la ger se realizează în mod spontan, în perioada de trecere de la căldura din timpul toamnei la frigul caracteristic iernii. În această perioadă încetează creşterea vegetativă şi are loc acumularea unor substanţe solubile osmotic active: glucide (glucoză, fructoză, zaharoză), aminoacizi (prolină), ioni etc. Cantitatea de zaharozo sintetază din plantele expuse la temperaturi coborâte (2– 4 °C) creşte de 5–6 ori în timpul aclimatizării. Crespi ş.a.(1991) consideră că zaharozo sintetaza este implicată în răspunsul plantelor de grâu la stresul generat de temperaturile coborâte.

Aclimatizarea grâului la temperaturi coborâte se poate realiza prin expunerea la temperatura de 4 °C, timp de 49 de zile. După acest

tratament, toleranţa la temperaturi coborâte (LT_{50}) variază între –5,7 °C şi –20,2 °C, în funcţie de soi.

Uemura şi Yashida (1984) au constatat că în timpul adaptării la temperaturi coborâte are loc diminuarea sau dispariţia a mai mult de 20 proteine din membranele plasmatice, 11 proteine cresc cantitativ, iar 26 sunt proteine noi. Unele dintre aceste proteine au rol crioprotector, în timp ce altele se presupune că intervin în procesul de aclimatizare.

După 21 de zile de aclimatizare la temperaturi coborâte, Houde ş.a. (1995) au identificat o familie de proteine cu greutatea moleculară de 50 kDa (WCS 120), asociată cu toleranţa la frig. Aceste proteine reprezintă 0,9 % din substanţele solubile, o concentraţie de 1,34 µmol şi se găsesc în citoplasma şi nucleoplasma celulelor din zona de tranziţie vasculară.

Perras şi Sarhan (1989) au constatat că temperaturile coborâte determină sinteza a 8 noi proteine. O proteină cu greutatea moleculară de 200 kDa este sintetizată simultan în frunze şi rădăcini, două proteine sunt specifice frunzelor, ambele având greutatea moleculară de 36 KDa, două sunt sintetizate în rădăcini şi au greutatea moleculară de 64 şi 36 KDa şi trei în spic cu greutatea moleculară de 150, 45 şi 44 kDa. Au mai fost sintetizate alte 12 proteine în frunze, 18 în spice şi 23 în rădăcini. Autorii apreciază că aceste proteine au rol în adaptarea celulelor la frig şi în creşterea rezistenţei la frig a soiurilor tolerante.

Temperaturile ridicate determină, după Chang şi Gallie (1997), o pierdere coordonată a translaţiei şi o stabilitate mai mare a ARNm. Activitatea ribonucleazelor nu se modifică, ceea ce sugerează că are loc şi o scădere a procesului de reînnoire a ARN-ului.

Temperaturile ridicate determină şi biosinteza a 5 clase de polipeptide specifice (*heat shock proteins*), dintre care cele cu greutatea moleculară de 17–30 kDa se consideră că previn inactivarea ireversibilă a proteinelor şi agregarea acestora, contribuind la realizarea toleranţei la temperaturi ridicate (Waters ş.a., 1996). Krishnan ş.a. (1989) au identificat 6 proteine de şoc termic cu greutatea moleculară de 16, 17, 22, 26, 33 şi 42 kDa.

Temperaturile ridicate determină modificări adaptative similare cu cele produse de stresul hidric: răsucirea frunzelor, modificarea poziţiei acestora faţă de radiaţiile solare, închiderea stomatelor şi diminuarea intensităţii proceselor de transpiraţie, fotosinteză şi creştere.

Umiditatea optimă a solului, pentru creşterea plantelor de grâu, variază între 70 şi 80 % din capacitatea de câmp. Perioadele cu cele mai mari cerinţe pentru apă sunt cele de înfrăţire şi de înspicare.

Deficitul hidric determină acumularea radicalilor liberi, ceea ce are drept consecinţă creşterea ritmului de biodegradare a membranelor plasmatice şi stimularea conversiei acidului 1-ciclopropan-1-carboxilic în etilenă (Baltrano, 1997). Concomitent are loc şi creşterea activităţii superoxiddismutazei, care are rol în descompunerea radicalilor liberi.

În condiţii de secetă, adaptarea plantelor se realizează prin următoarele modificări:

- Creşterea potenţialului osmotic prin acumularea de substanţe solubile ca: glucide, prolină şi ioni.
- Sporirea capacităţii de menţinere a structurii şi funcţionării aparatului fotosintetic. Raportul fotosinteză/transpiraţie este ridicat şi termostabilitatea fotosintezei din spic este mărită, datorită, probabil, existenţei unui tip fotosintetic $C_4 - C_3$ (Ziegler-Johns, 1989).
- Alungirea aristelor care au rol în disiparea energiei calorice.
- Creşterea gradului de fluorescenţă a clorofilei, ceea ce contribuie la menţinerea activităţii fotosintetice (Ben Arie ş.a., 1987).
- Prezenţa celulelor buliforme în frunze favorizează răsucirea acestora în condiţii de stres hidric, dar în acelaşi timp se modifică şi poziţia acestora faţă de radiaţiile solare.
- În ultimă instanţă are loc modificarea expresiei genelor şi biosinteza unor polipeptide cu greutatea moleculară de aproximativ 28 kDa, care se presupune că intervin în procesul de adaptare la stresul hidric.

S-a constatat că potenţialul hidric al solului de –5,7 bari determină reducerea după 12 zile a substanţei uscate din tulpini , a suprafeţei frunzelor cu 48 % şi a intensităţii procesului de respiraţie cu 72 % (Klein ş.a., 1984).

Soiurile de grâu rezistente la secetă se caracterizează prin acumularea de hemiceluloze în pereţii celulari, sub forma unui gel polimeric care are capacitatea de a reţine apa, scăzând valoarea potenţialului osmotic şi crescând cantitatea de apă legată din apoplast (Rascio ş.a., 1992).

Flores şi Galston (1984) au constatat că stresul hidric induce sinteza putresceinei, sperminei şi spermidinei, care după 1–2 ore sporesc cantitativ de 50–60 ori. Sinteza acestor substanţe are loc şi în cazul carenţelor de nutriţie minerală, şoc osmotic etc.

Temperaturile ridicate şi umiditatea relativă a aerului scăzută determină un dezechilibru între transpiraţie şi absorbţia apei din sol, dezechilibru ce favorizează umplerea incompletă a cariopselor, proces cunoscut sub denumirea de şiştăvire.

Umiditatea excesivă a solului determină un proces de anaerobioză care se manifestă la nivelul rădăcinilor. Lipsa oxigenului este semnalată rapid în întreaga plantă, prin intermediul etilenei şi al acidului abscisic.

La nivelul rădăcinilor se desfăşoară un proces de respiraţie anaerobă din care rezultă aldehidă acetică şi alcool etilic, substanţe toxice pentru celule. Ca urmare, prelungirea stării de anaerobioză determină moartea celulelor rădăcinii şi, în final, a întregii plante.

Activitatea nitratreductazei şi în general procesul de reducere a nitraţilor are un maximum în perioada cuprinsă între fazele de început al înfloritului şi maturitatea în lapte (Kelly ş.a., 1995).

Nutriţia minerală corespunzătoare stimulează procesul de creştere a plantelor de grâu. Pentru 100 kg cariopse, plantele de grâu extrag din sol 2,3–3,3 kg N, 1,1–1,8 kg P_2O_5 şi 1,9–3,7 kg K_2O (Bîlteanu şi Bîrnaure, 1989).

Azotul asigură o bună înfrăţire şi înrădăcinare, un număr mai mare de flori fertile şi o producţie de calitate. Nutriţia deficitară cu azot, combinată cu stresul hidric, determină reducerea conţinutului de nitraţi din frunze (49–52 mg/g subst. uscată), comparativ cu varianta-martor (84–87 mg/g subst. uscată). Numărul de cloroplaste/mm^2 suprafaţă se reduce de la 15 800, la varianta martor, la 14 000, la plantele din varianta cu nutriţie deficitară cu azot şi stres hidric (Tkachuk, 1988).

Azotul aplicat la înspicare, în doză de 100 kg/ha, reduce conţinutul în glucide solubile din tulpini la 8,5 g/g azot acumulat, creşte capacitatea fotosintetică a frunzelor şi sporeşte numărul de fraţi care se formează tardiv (Banziger ş.a., 1994).

Fosforul contribuie la o bună înrădăcinare şi înfrăţire, la creşterea rezistenţei la ger şi la cădere.

Potasiul stimulează sinteza glucidelor şi măreşte capacitatea plantelor de a rezista la ger şi cădere.

Molibdenul reprezintă, după Salcheva ş.a. (1979), un factor important care contribuie la evitarea deprecierilor cauzate de temperaturile negative. În acelaşi timp, are rol în reducerea nitraţilor, fiind un component al nitratreductazei şi în sinteza NADPH+H^+-ului, fiind un component al ferredoxinei.

Cerinţele maxime pentru îngrăşăminte ale plantulelor de grâu se manifestă în perioada de alungire a paiului şi până la faza de maturitate în pârgă.

Lumina are tendinţa de a mări ritmul de apariţie al frunzelor în cazul plantulelor expuse la fotoperioade lungi, după 16–20 zile de la răsărit. Lumina însoţită de temperaturi ridicate determină reducerea transportului de electroni în fotosistemul II şi intensifică peroxidarea lipidelor din tilacoide (Mishra şi Singhal, 1992). Transportul electronilor încetează în momentul în care în urma peroxidărilor rezultă 0,6 μmol malondialdehidă.

2.3. Procesul de dezvoltare la plantele de grâu

Inducţia florală, adică formarea mesagerului chimic care induce expresia genelor înfloritului, este determinată de factorii ambianţi: temperaturile coborâte pozitive (de vernalizare), durata caracteristică a fotoperioadei şi intensitate luminoasă adecvată.

Temperaturile coborâte, de vernalizare, sunt percepute de celulele meristematice din apexul tulpinii, unde se găsesc genele vernalizării Vrn 1 şi Vrn 2 din cromozomii 5 A şi 5 D. Islam-Faridi ş.a. (1960) consideră că aceste gene pot afecta inhibitorul înfloritului, care este codificat de genele din cromozomul 6.

Vernalizarea se poate realiza atât la seminţele imbibate, cât şi la plantulele verzi (Gott, 1957). Temperatura eficace pentru vernalizare este de 3 °C pentru soiurile de grâu de toamnă (Junges, 1959) şi 10 °C pentru cele de primăvară. Temperatura de 11 °C este limita superioară la care poate avea loc vernalizarea. Brooking (1996) a constatat că ritmul de vernalizare creşte liniar cu temperatura între 1 şi 11 °C, iar durata de vernalizare scade de la 70 de zile la 1 °C, la 40 de zile la temperatura de 11 °C. Temperatura de 18 °C a fost aparent ineficace pentru vernalizare.

Prelungirea perioadelor cu temperaturi ridicate pe parcursul vernalizării poate anula efectul temperaturilor coborâte (Chujo, 1967).

Suge şi Yamada (1965) au constatat că giberelinele pot stimula procesul de vernalizare la plantulele de grâu, iar utilizarea retardanţilor care inhibă biosinteza giberelinelor întârzie acest proces (Suge şi Osada, 1966).

Gena sau genele fotoperiodismului se găsesc în cromozomul 6 B şi lipsa expresiei acestor gene întârzie formarea spicului în condiţii de fotoperioadă scurtă (Islam-Faridi ş.a., 1996).

Fotoperioada este, după Rawson (1971), la fel de importantă pentru inducţia florală ca şi pentru faza vegetativă. Grâul are o perioadă de juvenilitate scurtă, care se reduce la primele 5 zile după răsărit (Slafer şi Rawson, 1995). Sensibilitatea la fotoperioadă creşte în următoarele 15 zile şi expunerea la fotoperioade lungi accelerează ritmul antezei.

Fotoperioadele lungi pot accelera inducţia florală sau pot înlocui necesarul de temperatură coborâtă pentru vernalizare (Cooper, 1960). Krekule (1964) a constatat că zilele scurte pot înlocui vernalizarea numai la soiurile la care acestea inhibă creşterea.

Durata fotoperioadei este recepţionată de fitocrom, care poate modifica expresia genelor fotoperiodismului situate în cromozomii 2 A şi 4 D (Lumsden, 1991). Multe soiuri de grâu sunt plante de zi lungă, care înfloresc mai devreme în aceste condiţii, iar zilele scurte pot întârzia înflorirea lor (Gies ş.a., 1956).

Samygin (1946) a precizat soiurile de grâu care rămân indiferente în condiţii de fotoperioade scurte.

Evocarea florală constă în totalitatea modificărilor fiziologice, biochimice şi ultrastructurale care au loc în meristemul vegetativ pe parcursul transformării în meristem floral. Manifestarea expresiei genelor în urma inducţiei florale constă în biosinteza unui ADN şi ARNm caracteristic, care codifică biosinteza unor proteine sau protein-enzime specifice. Aceste modificări biochimice specifice sunt corelate cu diviziuni celulare, care în final determină formarea primordiilor florale.

Cercetările efectuate cu speciile *Antirrhinum* şi *Arabidopsis* au identificat genele a căror expresie perfect ordonată determină transformarea meristemului vegetativ în meristem floral şi care în funcţie de rolul lor au fost grupate astfel:

- Genele vernalizării şi ale fotoperiodismului.
- Genele identităţii meristemului floral.
- Genele care determină formarea primordiilor florale.

După Li ş.a. (1997), în dezvoltarea apexului se pot remarca trei faze distincte: formarea primordiilor foliare, formarea primordiilor spiculeţului şi formarea primordiilor florale. Acest proces este coordonat genetic şi este influenţat de factorii mediului ambiant. Astfel temperaturile ridicate scurtează durata fazei vegetative şi reproductive, în timp ce temperaturile coborâte prelungesc durata fazei vegetative şi de formare a spiculeţelor, rezultând în final un număr mai mare de spiculeţe (Frank şi Bauer, 1988). Prelungirea duratei de ver-

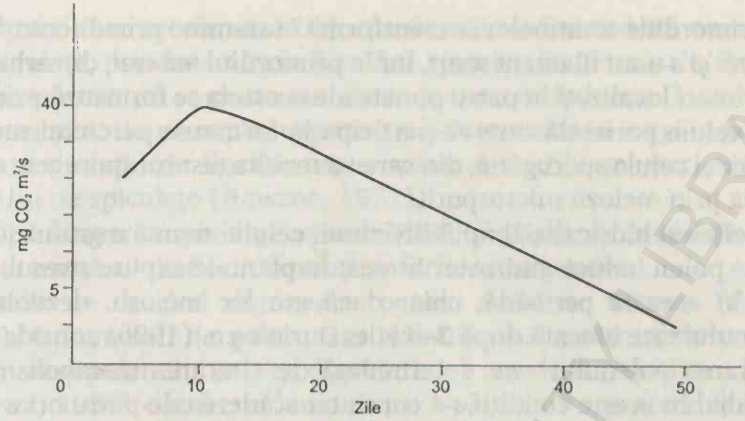

Fig. 2.11. Organogeneza florală la grâu

nalizare reduce numărul de frunze şi de spiculeţe din cauză că reducerea duratei de diferenţiere a primordiilor nu este compensată de creşterea ritmului de iniţiere a spiculeţelor (Rawson, 1970). Creşterea intensităţii luminii sporeşte ritmul de iniţiere a primordiilor şi dezvoltarea lor, în timp ce intensitatea luminoasă scăzută prelungeşte durata fazei vegetative şi de formare a spiculeţelor şi determină scăderea numărului spiculeţelor.

Înflorirea grâului a fost studiată din punctul de vedere al morfogenezei de Bonnett (1967), histogeneza a fost studiată de Barnard (1955), iar Williams (1966) a analizat modificările cantitative care au loc în timpul formării inflorescenţelor. Studii similare a efectuat în România Eugenia Baciu (1975).

La plantele de grâu în fenofaza de 6–7 frunze are loc inducţia şi evocarea florală, se constată alungirea puternică a apexului şi iniţierea rahisului spicului (*Fig. 2.11.*). Pe acest ax încep să se reliefeze, în sens acropetal, o serie de primordii din care se vor forma spiculeţele. Aceste primordii se alungesc şi pe ele are loc individualizarea glumelor, la partea bazală a primordiilor, iar deasupra acestora, alternativ, se diferenţiază primordiile celor 2–5 flori. În cadrul primordiilor florale continuă individualizarea primordiilor lemmei, paleei superioare, apoi a celor două lodicule, a staminelor şi carpelei.

Glumele, lemma, paleea superioară şi lodiculele se alungesc şi acoperă florile, respectiv organele florale. Procesele care urmează se desfăşoară foarte rapid, în câteva zile.

Primordiile staminelor se transformă în stamine prin diferenţierea anterei şi a unui filament scurt, iar în primordiul anterei, din arhesporii primari localizaţi în patru puncte ale acesteia se formează prin mitoză celula parietală care va participa la formarea peretelui sacului polinic şi celula sporogenă, din care va rezulta ţesutul sporogen, ce va forma prin meioză microsporii.

Deficitul hidric din timpul diviziunii celulei-mamă a grăuncioarelor de polen induce androsterilitatea. În plantele expuse stresului hidric în această perioadă, chiar dacă are loc meioza, dezvoltarea polenului este blocată după 3–4 zile. Durion ş.a. (1996) consideră că avortarea polenului este determinată de alterarea metabolismului glucidic. În aceste condiţii s-a constatat scăderea de patru ori a activităţii invertazei acide, iar activitatea zaharozo sintetazei este redusă, ceea ce ar împiedica hidroliza zaharozei şi formarea hexozelor.

Sterilitatea poate fi determinată şi de expunerea florilor timp de 4 ore la temperaturi coborâte (–2 °C). După Livingston şi Swinbauk (1990), efectul acestui factor este dependent mai mult de faza de dezvoltare a florii decât de însuşirile specifice soiului.

În paralel din primordiul gineceului are loc formarea ovarului, iar în loja ovariană a acestuia se individualizează primordiul ovulului, în care se formează integumentele, iar în nucelă se petrece arhesporogeneza.

La înspicare, în anterele florilor sunt prezenţi microsporii uninucleaţi, care se divid prin mitoză haploidică, rezultând mai întâi celula generativă şi celula vegetativă. Celula generativă la rândul ei se divide din nou, formând doi gameţi bărbăteşti, polenul de grâu fiind trinucleat. Formarea polenului este influenţată de stresul hidric şi de temperaturile ridicate din faza de meioză.

Procesele de macrosporogeneză şi de microsporogeneză care au loc în ovul sunt specifice perioadei de înflorire.

Procesul de înflorire este stimulat de intensitatea luminoasă mărită (Friend, 1965), de fotoperioadele lungi (Williams şi Williams, 1968) şi de temperaturile ridicate (Rawson, 1970). Acest proces poate dura de la două săptămâni la câteva luni, în funcţie de soi şi condiţiile de mediu (Pinthus, 1963).

Numărul de spiculeţe care se formează este mai mare când intensitatea luminoasă şi distanţa de semănat este mai mare (Puckridge, 1968). Conţinutul ridicat de azot din plante determină creşterea numărului de spiculeţe, în cazul în care fertilizarea s-a făcut înainte de inducţia florală (Langes şi Liew, 1973).

Factorii care accelerează inducţia florală tind să reducă numărul de spiculeţe, prin întârzierea formării spiculeţelor terminale. Acţiunea acestor factori se poate manifesta înainte de inducţia florală sau după aceasta. De exemplu, expunerea la fotoperioade lungi în fazele timpurii de inducţie florală, peste numărul de zile necesar, reduce numărul de spiculeţe (Rawson, 1971).

După formarea spiculeţelor terminale, condiţiile de mediu pot influenţa numărul de flori diferenţiate în fiecare spiculeţ.

Florile se deschid dimineaţa, pentru 8–30 de minute (Vries, 1971). Grăunciorii de polen sunt viabili numai pentru câteva ore, germinarea polenului are loc după 1,0–1,5 ore de la polenizare (Hashikawa, 1959), iar fecundarea după 3 până la 9 ore (Hashikawa, 1960). Dacă fecundarea nu are loc, capacitatea de fecundare se menţine încă 3–4 zile (Hashikawa, 1961) şi florile se pot redeschide.

Temperatura optimă pentru procesul de fecundare este cuprinsă între 18 şi 24 °C. Temperatura minimă este de 10 °C, iar cea maximă de 32 °C (Hashikawa, 1959).

Kranz ş.a. (1995) au observat că după 30 de secunde de la fecundare începe sinteza componenţilor pereţilor celulari. După 15 ore cele mai multe organite celulare devin dense şi se grupează în jurul zigotului. După 18 ore se observă formarea celor doi nucleoli, iar după 40–60 de ore (în general 42–46 ore) are loc prima diviziune a zigotului.

Evers (1970) a urmărit formarea endospermului şi a stratului de celule cu aleuronă la unele soiuri de grâu. Imediat după fecundare şi până în ziua a doua are loc diviziunea nucleului triploid şi începe formarea pereţilor celulari, iar endospermul este abia distinct. În ziua a patra endospermul este mărit ca urmare a diviziunii celulelor şi a activităţii unui strat meristematic exterior. În acest strat celulele se divid tangenţial şi radiar, determinând creşterea numărului de celule ale endospermului.

După 6–14 zile de la fecundare, diviziunea celulelor încetează, iar stratul meristematic exterior se transformă în stratul celulelor cu aleuronă. Prezenţa rafei şi a ţesuturilor din zona de sutură a ovarului determină curbarea părţilor laterale şi conturarea şanţului longitudinal al cariopsei. În continuare are loc creşterea celulelor numai prin extensie.

Celulele din stratul cu aleuronă conţin în cazul unor soiuri de grâu (Heron) granule de amidon care sunt hidrolizate până în ziua a 21-a (Morrison ş.a., 1975). În ziua a 14-a de la fecundare, în citoplasma

acestor celule se remarcă vacuole conţinând granule electron-dense, care se consideră că sunt alcătuite din fitină.

După 4 săptămâni, pereţii celulelor cu aleuronă se îngroaşă, iar mitocondriile şi reticulul endoplasmatic proliferează. În jurul granulelor cu aleuronă se evidenţiază vezicule ce conţin lipide.

După 5–6 săptămâni de la fecundare, stratul celulelor cu aleuronă se distinge uşor de celulele endospermului.

Maturarea cariopselor se realizează în circa 43 de zile la temperatura de 20 °C.

Producerea de oxigen de către cariopse în procesul de fotosinteză are intensitatea maximă la 20 de zile după înflorit. În perioada cuprinsă între 10 şi 30 de zile de la înflorit, intensitatea fotosintezei din pericarpul cariopselor depăşeşte intensitatea procesului de respiraţie (Caley ş.a., 1990).

Batten ş.a. (1995) au constatat că plantele de grâu degajă compuşi volatili a căror compoziţie variază în funcţie de faza de vegetaţie. Astfel, înainte de înflorit se produce: 1-butanol, 2-etil-1-hexanol, nonanal, benzaldehidă, tetrametiluree, tetrametiltiouree, 2-metilfuran şi 3-metilfuran. La înflorit se degajă benzaldehidă şi nonanal, iar în timpul perioadei de acumulare a substanţelor de rezervă se degajă 2-metilfuran şi 3-metilfuran.

2.4. Transportul şi acumularea asimilatelor

După formarea endospermului, la 1 sau 2 săptămâni de la fecundare, începe depozitarea amidonului. După aceasta, timp de 2 până la 4 săptămâni creşterea cariopselor este liniară (Evans şi Rawson, 1970) şi este urmată de o aplatizare în perioada de maturare. În această ultimă fază, conţinutul în apă al cariopselor scade iniţial până la 40 % şi apoi la 5–14 % (Asana şi Bugga, 1966).

Creşterea embrionului este lentă iniţial şi continuă pe parcursul creşterii cariopselor.

Înainte de începerea acumulării asimilatelor în cariopse are loc reducerea numărului de frunze şi a indicelui suprafeţei foliare a plantelor de grâu. În timpul acumulării asimilatelor s-a constatat reducerea intensităţii fotosintezei la frunza-steag şi scăderea conductibilităţii stomatelor (Frederick, 1997). Creşterea dozei de îngrăşăminte azotate aplicate primăvara determină creşterea indicelui suprafeţei foliare şi întârzie cu 2–3 zile îngălbenirea frunzelor, dar acestea au avut

efecte mici asupra duratei perioadei de acumulare a substanţelor de rezervă.

Factorii de mediu au o mare influenţă asupra duratei şi a cantităţii de asimilate depozitate în cariopse. Creşterea temperaturii în timpul zilei de la 25 °C la 31 °C determină reducerea mărimii cariopselor cu 16 % (Asana şi Williams, 1965). De asemenea, creşterea temperaturii din timpul nopţii de la 9 °C la 26 °C scade producţia la jumătate şi reduce marcant durata perioadei de acumulare a asimilatelor în cariopse (Peters ş.a., 1971).

Creşterea masei cariopselor este în medie de 2,09 mg/zi (Asana şi Baggs, 1966) şi diferă în funcţie de poziţia lor în spic. Astfel, cariopsele din florile secundare iniţial sunt mai mici, dar pot creşte mai rapid, încât în final pot să fie mai mari decât cele din florile bazale (Rawson şi Evans, 1970). De asemenea, cariopsele din spiculeţele superioare cresc mai lent comparativ cu celelalte. Acest fapt se remarcă mai ales în condiţii de stres.

Masa cariopselor depinde şi de numărul acestora în spic. Astfel, cu cât numărul de cariopse este mai mic, cu atât masa acestora este mai mare (Bingham, 1967).

Substanţele depozitate în cariopsele de grâu provin în principal din procesul de fotosinteză, care se desfăşoară în frunze. Thorne (1965) a constatat că 17–30 % din greutatea cariopselor de grâu se datoreşte procesului de fotosinteză care are loc în spic.

În timpul primei săptămâni după înflorit (înspicare), intensitatea procesului de fotosinteză care se desfăşoară în spic este suficientă pentru necesarul în procesul de respiraţie şi pentru 25 % din necesarul pentru procesul de creştere.

Glumele care învelesc cariopsele au un rol important în reducerea pierderilor de apă în procesul de transpiraţie, dar în acelaşi timp desfăşoară şi o activitate fotosintetică. Creşterea capacităţii fotosintetice a spicului poate fi un obiectiv important pentru ameliorare, deoarece are poziţie foarte favorabilă pentru recepţia luminii, iar substanţele produse în fotosinteză sunt reţinute şi depozitate în sămânţă (Evans, 1970).

Excesul de substanţe fotosintetizate, respectiv de glucide este depozitat în tulpini, de unde este remobilizat în perioada finală de acumulare a substanţelor de rezervă în cariopse. În primele 3 săptămâni după înflorit grâul sintetizează şi acumulează glucidele solubile care mai târziu sunt translocate în cariopse: glucoza, fructoza, zaharoza şi fructanii. Sinteza fructanilor începe după 7 zile de la înflorit, iar după

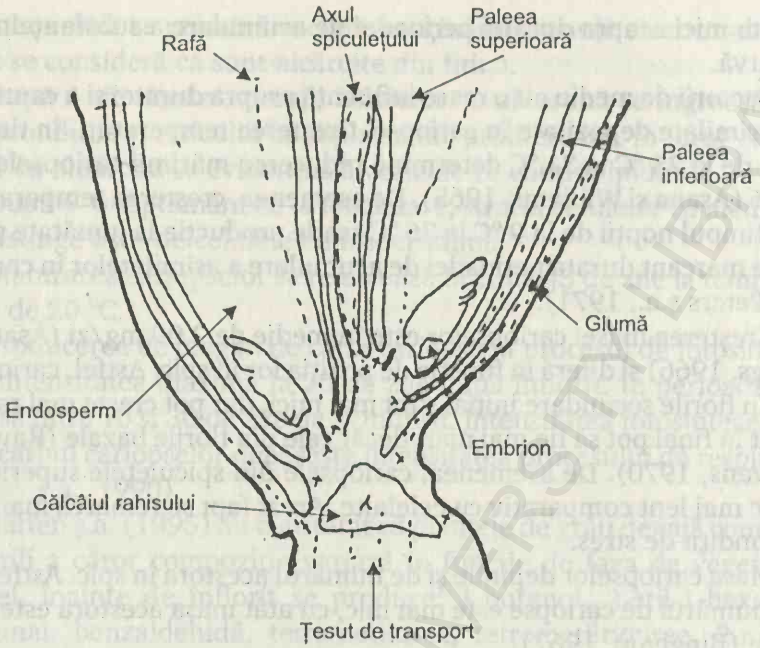

Fig. 2.12. Secţiune longitudinală prin spiculeţul de grâu (Frazer şi Appalanaidu, 1965)

18 zile deţin ponderea între glucidele solubile. Prezenţa zaharozei stimulează activitatea zaharozo:zaharozo-fructozil transferazei şi acumularea fructanilor (Dubois ş.a., 1990).

Intensitatea procesului de respiraţie a spicului creşte rapid în timpul depozitării asimilatelor, respiraţia cariopselor fiind echivalentă cu 25 % din produsele depozitate (Evans şi Rawson, 1970). Dioxidul de carbon rezultat din procesul de respiraţie a spicului poate fi reutilizat în procesul de fotosinteză (Kriedeman, 1966).

Asimilatele provenite din frunze sunt distribuite preferenţial între spiculeţele de la baza şi mijlocul spicului. Umplerea cariopselor din spiculeţele superioare poate fi redusă în cazul creşterii rapide a florilor (Rawson şi Evans, 1970).

Forma de transport a asimilatelor din frunze la cariopse este zaharoza. Sistemul vascular al plantei ajunge până la nodurile sau călcâiele rahisului (*Fig. 2.12.*). Legătura dintre rahis, gluma inferioară, axul spiculeţului, pe de o parte, şi între axul spiculeţului, paleele inferioare şi superioare şi cariopse, pe de altă parte, este asigurată de un ţesut specializat de transfer, prin care se realizează transportul sub-

stanţelor dizolvate spre cariopse (Zee şi O'Brien, 1971). Zaharoza este transportată spre endosperm de către ţesutul conducător din funicul, rafă şi chalază, localizat în zona şanţului longitudinal al cariopsei şi apoi prin endosperm, de la celulă la celulă.

Hidroliza zaharozei şi utilizarea glucozei în procesul de biosinteză a amidonului determină scăderea concentraţiei zaharozei din celulele endospermului, ceea ce generează un curent de difuziune dinspre vasele liberiene.

Acumularea amidonului în seminţe este determinată de capacitatea seminţei de a sintetiza amidonul şi într-o măsură mai mică de afluxul de asimilate (Jenifer şi Rathjen, 1975). Pe măsură ce zaharoza este hidrolizată şi utilizată pentru sinteza amidonului, concentraţia sucului celular scade, ceea ce generează un curent de difuziune dinspre soluţia mai concentrată din vasele liberiene.

În perioada cu activitate fotosintetică maximă o parte din zaharoză se depozitează temporar în tulpini, pentru ca ulterior să fie translocată în cariopse, unde se depozitează. Glucidele retranslocate din tulpini contribuie la sporirea în condiţii normale cu 10–12 % din producţia finală de grâu (Davidson şi Chevalier, 1992).

Fluctuaţia conţinutului în zaharoză din cariopse este relativ mică şi variază între 1,9 şi 2,3 % (Jenner şi Rathjan, 1972). Depozitarea amidonului în celulele endospermului începe după ce diviziunea celulelor a încetat. Celulele tinere ale endospermului au nuclee proeminente, numeroase mitocondrii, reticul endoplasmatic, complex Golgi şi numeroase proplastide (Buttrose, 1960). Amidonul este depozitat în proplastidele din celulele endospermului, care se transformă în amiloplaste. Proplastidele sunt învelite de o membrană dublă, cea internă formând ivaginări tubulare, care se consideră că sunt situsurile de legare a enzimelor implicate în biosinteza amidonului sau locul de transport al precursorilor spre interior.

Amidonul se biosintetizează în interiorul plastidelor, în prezenţa amidon sintetazei care catalizează formarea legăturilor 1,4-α-glicozidice şi prin aceasta biosinteza lanţurilor de amiloză şi a enzimei Q care catalizează formarea legăturilor laterale 1,6-α-glicozidice şi formarea moleculelor de amilopectină. Prin depunerea moleculelor de amiloză şi amilopectină sub forma unei spirale, are loc formarea granulei de amidon. Amidon sintetaza are greutatea moleculară de 60 kDa şi sinteza acestei enzime este codificată de genele Wx–A_1, Wx–B_2 şi Wx–D_1 din cromozomii 7 A, 4 A şi 7 D (D'Ovidio ş.a., 1996).

Fiecare amiloplast conţine mai multe granule de amidon. În cazul în care există variaţii diurne-nocturne ale temperaturii, respectiv, temperaturi ridicate în timpul zilei şi scăzute în timpul nopţii, granulele de amidon prezintă inele spiralate, care lipsesc în condiţii de temperatură constantă (Buttrose, 1962). Aceasta sugerează existenţa unui ciclu diurn-nocturn de depozitare a amidonului.

În paralel cu depozitarea amidonului în cariopsele de grâu are loc şi biosinteza proteinelor de rezervă, proces ce este codificat genetic. În perioada de acumulare a proteinelor reticulul endoplasmatic este bine dezvoltat şi formează numeroase vacuole mici în care se depozitează proteinele de rezervă. Iniţial se biosintetizează enzimele implicate în acest proces (Cruz ş.a., 1970; Jennings şi Morton, 1963), după care are loc biosinteza proteinelor specifice de rezervă, proces ce se desfăşoară în reticulul endoplasmatic rugos. Proteinele biosintetizate în acest organit celular se acumulează la canaliculele care se dilată şi se strangulează. Aceste vezicule sunt acoperite de o membrană simplă, care în celulele mature ale endospermului se poate rupe, datorită presiunii exercitate de amiloplastele care îşi măresc dimensiunile. Ca urmare, proteinele de rezervă sunt eliberate din aceste vezicule şi sunt răspândite prin citoplasmă.

Sinteza proteinelor este codificată de ARNm, al cărui conţinut creşte în primele 20 de zile, când se sintetizează circa 50 % din totalul de proteine (din care 30 % proteine de depozitare), după care rămân la un nivel constant (Jennings şi Morton, 1963).

Reînnoirea ARNm-ului în etapele târzii de formare a endospermului nu este bine studiată. Declinul progresiv al biosintezei proteinelor bogate în lizină poate fi datorat fie reînnoirii ARN-ului, fie degradării selective a proteinelor bogate în lizină.

Prolaminele sunt principalele proteine de rezervă din cariopsele de grâu, sunt bogate în glutamină şi prolină şi au greutatea moleculară cuprinsă între 23 şi 73 kDa (Krishman ş.a., 1996).

Albuminele şi globulinele au cea mai mare pondere în primele două săptămâni după anteză, variind între 0,5 şi 1,0 mg/cariopsă (Rijven şi Cohen, 1961). Ele sunt depăşite cantitativ de prolamine (gliadine) şi glutenine, care se depozitează după 10–16 zile de la anteză (Evans, 1970). Depozitarea gliadinelor poate avea loc şi mai târziu decât cea a gluteninelor.

Globulinele au greutatea moleculară de 25 kDa şi sunt codificate de genele din locusurile GLO–A_1, GLO–B_1 şi GLO–D_1 (Neto-Taladriz ş.a., 1996).

Conţinutul în aminoacizi liberi din celulele endospermului scade. Astfel, în cazul lizinei s-a determinat o diminuare de la 8 %, după 12 zile de la anteză, la 2,5 % la maturitatea cariopselor (Jennings şi Morton, 1963).

Aplicarea îngrăşămintelor azotate determină creşterea conţinutului în substanţe proteice şi amidon din cariopse (Rijven şi Cohen, 1961). Abrol ş.a. (1971) au constatat creşterea producţiei de proteină cu 250 kg/ha, în cazul aplicării a 100 kg de azot la hectar. Liniile de grâu care au în frunze o cantitate mai mare de nitratreductază acumulează o cantitate mai mare de proteine în perioada de creştere a cariopselor (Croy şi Hageman, 1970). De asemenea, conţinutul în azot al cariopselor variază şi în funcţie de poziţia acestora în spic.

Acidul fitic se acumulează cu prioritate în stratul celulelor cu aleuronă, sub forma unor globoizi asociaţi cu proteinele şi în embrion. Fosforul din acid fitic reprezintă în medie 65,2–70,8 % din fosforul total din cariopsele de grâu (Feil şi Fossati, 1997). Mecanismul de depozitare a fitinei în celulele cariopselor nu este bine precizat.

Acumularea acidului ferulic şi p-cumaric în cariopsele de grâu are un maxim care corespunde cu perioada dinainte de deshidratarea cariopselor. Activitatea L-tirozin amoniu liazei are un maximum înainte cu două zile de maximumul enzimei fenilalaninamoniu liazei (Renier şi Macheix, 1996).

Cercetările efectuate de Hocking (1994) au precizat că 75 % până la 100 % din substanţele minerale: Mg, Cu, Cl, S, N şi P se acumulează în plantele de grâu înainte de înflorire. Substanţele minerale redistribuite din tulpini şi frunze reprezintă 28 % din substanţa uscată a cariopsei. Astfel, cariopsele conţin aproximativ 70 % din azot şi fosfor, 31–64 % din magneziu, zinc şi mangan şi mai puţin de 20 % din potasiu, calciu, sodiu, clor şi fier din plantă. Mai mult de 70 % din azot şi fosfor şi 15–51 % din magneziu, potasiu, cupru, sulf şi zinc provin din retranslocările din frunze şi tulpini.

Cariopsele din spiculeţele superioare şi din cele opuse acumulează o cantitate mai redusă de compuşi azotaţi (Bremner, 1972).

În condiţii de stres hidric, temperaturi ridicate sau de umbrire a frunzelor, acumularea proteinelor în cariopse este însoţită de scăderea conţinutului în azot al frunzelor şi acumularea acestuia în cariopse (Johnson ş.a., 1967). În aceste condiţii este inhibată nu numai acumularea proteinelor, ci şi a tuturor substanţelor, inclusiv a apei. Ca urmare, seminţele rămân parţial goale şi pot fi turtite uşor prin presarea între degete.

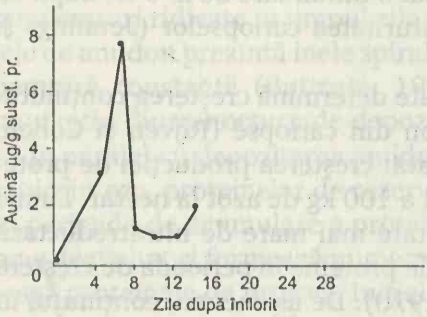

Fig. 2.13. Conţinutul în auxine din seminţele de grâu (Euwens şi Schwabe, 1975)

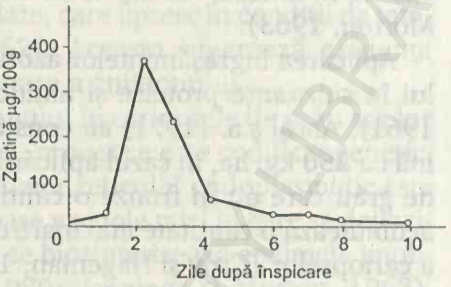

Fig. 2.14. Modificarea conţinutului în citochinine în timpul înspicării grâului (Wheler, 1972)

Cultura plantulelor de grâu în condiţii de stres salin (–0,45 şi, respectiv, –0,65 MPa), comparativ cu martorul cultivat într-o soluţie cu concentraţia de săruri de –0,05 MPa, a evidenţiat efectul stimulator asupra dezvoltării apexului tulpinii principale şi efectul inhibitor asupra numărului de primordii ale spiculeţelor. Salinitatea a determinat reducerea procesului de înfrăţire, creşterea filocronului şi reducerea numărului de frunze iniţiate pe tulpina principală. Producţia a scăzut, în funcţie de soi, între 7 şi 38 % la salinitatea de –0,45 MPa şi cu 43–54 % la salinitatea de –0,65 MPa (Maas şi Gieve, 1990).

În ţesuturile cariopselor are loc şi biosinteza de substanţe hormonale. Giberelinele biosintetizate în cariopse se pot găsi sub formă liberă sau conjugate cu glucide, formând glicozide.

Auxinele se biosintetizează în cariopsele imature şi se acumulează în endosperm. Valoarea maximă a conţinutului în auxine (*Fig. 2.13.*) se realizează după 48 de zile de la înflorit (Euwens şi Schwabe, 1975).

Citochininele se biosintetizează în rădăcini şi sunt transportate spre seminţele în creştere. Cantitatea maximă de citochinine transportată prin tulpină precede cu câteva zile maximumul de acumulare în seminţe (Wheeler, 1972), care se realizează după aproximativ 2 săptămâni de la formarea spicului (*Fig. 2.14.*).

Acidul abscisic care reprezintă principala substanţă inhibitoare de creştere se biosintetizează în rădăcină. În cazul grâului, Millborrow (1974) a demonstrat că acidul abscisic poate fi biosintetizat în embrion şi endosperm, din acetil CoA, prin ciclul mevalonat. Conţinutul în acid abscisic al cariopselor imature este de 0,12 mg/kg subst. proaspătă (McWha, 1975). Conţinutul în acid abscisic din cariopse creşte timp de 19 zile după anteză (*Fig. 2. 15.*), după care scade treptat (McWha, 1975). După Milborrow (1974), această scădere se datoreşte biodegradării acidului abscisic la acid fazeic şi dehidrofazeic, care au activitate hormonală mai redusă.

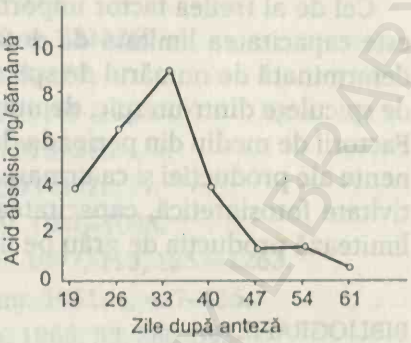

Fig. 2.15. Modificarea conţinutului în acid abscisic al cariopselor (Mc Wha, 1975)

Acidul abscisic din seminţele mature are o importanţă deosebită în controlul prevenirii germinării şi în menţinerea stării de repaus vegetativ.

Producţia de cariopse care se realizează este dependentă de desfăşurarea în condiţii normale a tuturor proceselor fiziologice menţionate. Dintre acestea prezintă o importanţă deosebită: fotosinteza, translocaţia substanţelor şi depozitarea asimilatelor.

Circa 90–95 % din glucidele depozitate în cariopse reprezintă compuşi fotosintetizaţi după anteză. Din această cauză producţia poate fi dependentă de intensitatea procesului de fotosinteză, după anteză, dar şi intensitatea acestui proces dinainte de anteză poate avea o influenţă deosebită. Trebuie menţionat însă că productivitatea fotosintezei este dependentă de indicele suprafeţei foliare, precum şi de durata de viaţă a frunzelor. Indicele maxim al suprafeţei foliare se realizează înainte de anteză. În acelaşi timp, durata de viaţă a frunzelor este dependentă în principal de factorii de stres. Din aceste considerente Puckridge (1971) a ajuns la concluzia că producţia de grâu poate fi corelată cu productivitatea fotosintezei.

Un alt factor limitativ al fotosintezei îl constituie viteza de transport a asimilatelor. La baza fiecărei cariopse se află un ţesut de transfer, care poate limita ritmul de transport al asimilatelor în cariopse şi ca urmare cantitatea producţiei.

Cel de al treilea factor important care reglează nivelul producţiei este capacitatea limitată de depozitare a asimilatelor. Aceasta este determinată de numărul de spice pe unitatea de suprafaţă, numărul de spiculeţe dintr-un spic, de numărul de cariopse şi de mărimea lor. Factorii de mediu din perioada de vegetaţie limitează aceste componente ale producţiei şi ca urmare, chiar şi în condiţii de mare productivitate fotosintetică, capacitatea mică de depozitare a asimilatelor limitează producţia de grâu pe unitatea de suprafaţă.

BIBLIOGRAFIE

Abrol, Y.P. ş.a. – Aust. J. Agric. Res. 1971, 22, 195–200.

Al-Khatib, K., Paulsen, G.M. – Crop Sci. 1990, 30, 1127–1132.

Ali Dib, T. ş.a. – Agronomie, 1992, 12, 381–393.

Asana, R.D., Williams, R.F. – Aust. J. Agric. Res. 1965, 16, 1–3.

Asana, R.D., Bagga, A.K. – Indian J. Plant. Physiol. 1966, 9, 1–2.

Baciu, Eugenia, Marin, J. – "Delectus seminum" Hortus Botanicus Inst. Agr. "N. Bălcescu". Bucureşti, 1975.

Banziger, M. ş.a. – Crop Sci. 1994, 34, 440–446.

Barley, K.P. – Adv. Agron. 1970, 22,159–201.

Barnard, C. – în Cereals in Australia. Lazenby şi Matheson edit. Sidney, 1974.

Barnes, C., Bugbee, B. – Plant. Physiol. 1991, 97, 359–365.

Batten, J.H. ş.a. – Phytochemistry. 1995, 39, 135 –1357.

Bazzigalupi, O. ş.a. – Agronomie. 1992, 12, 711–721.

Becke, E., Ziegler, P. – Ann. Rev. Plant. Physiol. Plant. Mol. Biol. 1989, 40, 95–117.

Beltrano, J. ş.a. – Plant. Growth Regul. 1997, 21, 121–126.

Ben, G.Y. ş.a. – Plant. Physiol. 1987, 84, 476–482.

Bethke, P.C. ş.a. – Plant. Physiol. 1996, 110, 521–529.

Bevilacqua, L.R. – Rend. Acad.Nat. Lineei. 1955, 18, 214.

Bingham, J. J. – Agric. Sci. Camb. 1967, 68, 411–422.

Blauk, A., Mclleon, T.A. – Plant. Physiol. 1991, 97, 1420–1408.

Boffey, S.A. ş.a. – Plant. Physiol. 1979, 64, 502–505.

Bonaziz, A., Bruckler, L. – Soil Sci. Soc. Amer. J. 1989, 53, 1832–1828.

Bremner, P.M. – Aust. J. Biol. Sci. 1972, 25, 657–681.

Brooker, J.D. ş.a. – în The Physiology and Biochemistry of Seed Dormancy and Germination. Khan edit. Amsterdam. 1977.

Brooking, I.L. – Ann. Bot. 1996, 78, 507–512.
Buttrose, M.S. – J. Ultrastruct. Res. 1960, 4, 231–257.
Buttrose, M.S. – J. Cell Biol. 1962, 14, 159–167.
Buwalada, F. ş.a. – J. Exp. Bot. 1988, 39, 1169–1183.
Cacco, G. ş.a. – Physiol. Plant. 1980, 48, 375–378.
Caley, C.Y. ş.a. – J. Exp. Bot. 1990, 41, 303–307.
Cao, W., Moss, D.N. – Crop Sci. 1989, 29, 1046–1048.
Chang, A.C., Gallie, D.R. – Plant. Physiol. 1997, 113, 1253–1263.
Chinoy,J.J. şi *Nanda, K.K.* – Physiol. Plant. 1951, 4, 427–436.
Chonan, N. – Proc. Crop Sci. Soc. Japan. 1965, 33, 388–393.
Chonan, N. – Proc. Crop. Sci. Soc. Japan. 1971, 40, 425–430.
Chuchalin, A.I. ş.a. – Izv. Sibir. Itd. Acad. Nauk. SSSR. Ser. Biol. Nauk. 1977, 2, 38–43.
Chujo, H. – Proc. Crop Sci. Soc. Japan. 1967, 36, 224–231.
Cooper, J.P. – Lolium Ann. Bot. N.S. 1960, 24, 232–246.
Crespi, M.D. ş.a. – Plant. Physiol. 1991, 96, 887–891.
Croy, L.I., Hageman, R.H. – Crop Sci. 1970, 10, 280–285.
Cruz, L.J. – Plant. Physiol. 1970, 46, 743–747.
Cseh ş.a. – Mineral Nutrition of Plants. Sofia, 1979, vol. II, 315–319.
Dasberg, S. – Exp. Bot. 1971, 22, 999–1008.
Davidson, D.J., Chevalier, P.M. – Crop Sci. 1992, 32, 186–190.
D'Ovidio, R. ş.a. – Theor. Appl. Genet. 1996, 93, 1048–1053.
Dubois, D. ş.a. – Crop Sci. 1990, 30, 315–319.
Dunstone, R.L. ş.a. – Aust. J. Biol. Sci. 1973, 26, 195–307.
Durion, S. ş.a. – Plant. Physiol. 1996, 111, 137–145.
Dvorak, J., Natr, L. – Photosynthetica. 1971, 5, 1–5.
Ecuwens, C.J., Schwabe, W.W. – J. Exp. Bot. 1975, 26, 1–14.
Evers, A.D. – Ann. Bot. (Londra). 1970, 34, 547–555.
Evans, L.T., Dunstone, R.L. – Aust. J. Biol. Sci. 1970, 23, 725–741.
Evans, L.F., Rawson, H.M. – J. Biol. Sci. 1970, 23, 245–254.
Evans, L.F. – Crop Physiology. Cambridge, Londra, New York, Melburn, 1978.
Feil, B., Fossati, D. – Crop Sci. 1997, 37, 916–921.
Fenn, L.B. ş.a. – Agron. J. 1995, 87, 1041–1046.
Fincher, G.B., Stone, B.A. – Adv. Cereal. Sci. Technol. 1986, 8, 297–311.
Fincher, G.B. – A.R.P.P.P.M.P. 1989, 40, 305–346.
Flores, H.E., Galston, A.W. – Plant. Physiol. 1984, 75, 102–109.

Flores, H. E., Galston, A.W. – Plant. Physiol. 1984, 75, 110–113.
Frank, A.B., Bauer, A. – Agron. J. 1982, 74, 504–509.
Frank, A.B., Bauer, A. – Crop Sci. 1995, 35, 19–23.
Frederick, J.R. – Crop Sci. 1997, 37, 1819–1826.
Friend, D.J. ş.a. – Canad. J. Bot. 1962, 40, 299–231.
Friend, D.J. – Canad. J. Bot. – 1965, 43, 345–353.
Fulcher, R.G. ş.a. – Aust. J. Biol. Sci. 1972, 25, 487–497.
Gott, M.B. – Nature (Londra). 1957, 180, 714–715.
Grahl, A. – Landbonforsch. 1965, 15, 97–106.
Gries, G.A. ş.a. – Agron. J. 1956, 48, 29–32.
Grieve, C.M. ş.a. – Crop Sci. 1994, 34, 1544–1549.
Hocking, P.J. – J. Plant. Nutr. 1994, 17, 1289–1308.
Hoffmann, P. – Bot. Stud. (jena). 1968, 18, 1–15.
Holbrook, G.P. ş.a. – Plant. Physiol. 1984, 74, 12–15.
Hoshikawa, K. – Proc. Crop Sci. Soc. Japan. 1959, 28, 219–295.
Hoshikawa, K. – Proc. Crop Sci. Soc. Japan. 1960, 28, 291–295.
Hoshikawa, K. – Proc. Crop Sci. Soc. Japan. 1961, 29, 103–106.
Houde, M. ş.a. – Plant. J. 1995, 8, 583–593.
Huang, J.W. ş.a. – Plant. Physiol. 1992, 98, 230–237.
Huang, B.H. ş.a. – Crop Sci. 1994, 34, 1538–1544.
Hurd, E.A. – Agron. J. 1968, 60, 201–205.
Hurry, V.M., Hunter, N.P.A. – Plant. Physiol. 1991, 96, 491–497.
Hurry, V.M. ş.a. – Plant. Physiol. 1995, 109, 697–706.
Islam-Faridi, M.N. ş.a. – Heredity. 1996, 77, 572–580.
Jenner, C.F., Rathjen, A.J. – Ann. Bot. 1972, 36, 743–745.
Jenner,C.F., Rathjaen, A. J. – Aust. J. Plant. Physiol. 1975, 2, 311–322.
Jenner, C.F. – Ber. Dtsch. Bot. Ges. 1980, 93, 289–298.
Jennings, A.C., Morton, R.K. – Aust. J. Biol. Sci. 1963, 16, 318–331.
Jennings, A.C., Morton, R.K. – Aust. J. Biol. Sci. 1963, 16, 332–341.
Jensen, N.F. – Science. 1967, 157, 1405–1409.
Jensen, P., Konig, T. – Physiol. Plant. 1982, 55, 459–464.
Johnson, V.A. ş.a. – Crop Sci. 1967, 7, 664–667.
Jolliffe, P.A., Tregunna, E.F. – Plant. Physiol. 1968, 43, 902–906.
Junges, W. – C. Z. Pflanzen. 1959, 41, 103–122.
Kelly, J.T. ş.a. – J. Plant. Nutr. 1995, 18, 969–982.
Khan, A.A., Tsunoda, S. – Japan J. Breeding. 1970, 20, 133–140.
Khan, A.A. – Bot. Rev. 1975, 41, 391–420.

King, R.W., Evans, L.T. – Aust. J. Biol. Sci. 1967, 20, 623–635.
Klein, R.R. ş.a. – Ann. Meeting Am. Soc. Plant. Physiologyst. Davies, 1984.
Kranz, E. ş.a. – Plant. J. 1995, 8, 9–23.
Krekule, J. – Biol. Plant. 1964, 6, 299–305.
Kriedeman, P. – Ann. Bot. 1966, 30, 349–363.
Krishnan, M. ş.a. – Plant. Physiol. 1989, 90, 140–145.
Krishman, H.B. ş.a. – Crop Sci. 1996, 36, 1023–1029.
Kumar, R., Singh, R. – Phytochemistry, 1980, 19, 2299–2303.
Laidman, D.L. ş.a. – Mineral Nutrition of Plants. Sofia, 1979, 225–240.
Langer, R.H., Liew, F.K. – Aust. J. Agric. Res. 1973, 24, 647–656.
Larson, L.A. – Plant. Physiol. 1968, 43, 255–259.
Lazarus, C.M. ş.a. – Plant. Mol. Biol. 1985, 5, 13–24.
Levari, L. – Ph. D. Thesis. Hebrew Univ. Jerusalem,1960.
Li, A.G. ş.a. – Crop Sci. 1997, 97, 789–796.
Lipsett, J. – Aust. J. Agric. Res. 1963, 14, 303–314.
Livingston, J.E., Swinbauk, J.C. – Agron. J. 1990, 42, 153–157.
Longnoeker, H. şi *Robson, A.* – Ann. Bot. 1994, 74, 1–7.
Lumsden, P.J. – Ann. Rev. Plant. Phisiol. Plant. Mol. Biol. 1991, 42, 351–371.
Lupton, F.G., Pinthus, M.J. – Nature (Londra), 1969, 221, 483–484.
Maas, E.V., Gieve, C.M. – Crop Sci. 1990, 30, 1309–1313.
Maier, W. ş.a. – Plant. Physiol. 1995, 109, 465–470.
Marcus, A. – Symp. Soc. Expt. Biol. 1969, 23, 143.
Marschner, H. – Mineral Nutrition of Higer Plants. New York, 1986.
Marschner, H. – Mineral Nutrition of Higer Plants, Londra, 1996.
Mary, Y.Y. ş.a. – Plant. Physiol. 1972, 49, 20.
Mayaska, S.C. şi *Grunes, D.I.* – Agron. J. 1990, 82, 236–242.
Mayer, A.M. – Seed Science and Technology, 1973, 1, 51–54.
Mayer, A.M., Shain, Y. – Ann. Rev. Plant. Physiol. 1974, 25, 167–193.
Mayer, A.M., Polyakoff-Mayber, A. – The Germination of Seeds. Oxford, New York, Toronto, Sidney, Paris, Frankfurt, 1982.
Mc Wha, J. – J. Exp. Bot. 1975, 26, 823–827.
Meidner, H. – Nature (Londra), 1970, 228, 1346.
Miflin, B.J. – Nature (Londra), 1967, 214, 1133–1134.
Milborrow, B.V., Robinson, D.R. – Plant. Physiol. 1973, 25, 259–307.
Mishra, R.K., Singhal, G.S. – Plant. Physiol. 1992, 98, 1–6.
Miyasaka, S.C., Grunes, D.L. – Agron. J. 1997, 89, 742–748.
Morrison, I.N. ş.a. – Planta (Berlin), 1975, 123, 105–116.

Natr, L. – Rostl. vyroba. 1966, 12, 163–178.
Neales, T.L., Davies, J.A. – Aust. J. Biol. Sci. 1966, 19, 471–480.
Neto-Taladriz, M.T. ş.a. – Theor. Appl. Genet. 1996, 93, 780–787.
Okada K. ş.a. – Plant. Physiol. 1991, 97, 1265–1267.
Ozolina, G. ş.a. – Mineral Nutrition of Plants. Sofia, 1984, vol. IV, 139–142.
Peisker, M., Apel, P. – Photosynthetica. 1976, 10, 140–146.
Pellet, D.M. ş.a. – Plant. Physiol. 1996, 112, 591–597.
Perata, P. ş.a. – J. Exp. Bot. 1996, 47, 999–1006.
Perras, M., Sarhan, F. – Plant. Physiol. 1989, 89, 577–585.
Peters, D.B. ş.a. – Agron. J. 1971, 63, 809.
Petrovic,N., Kastori, R. – Mineral Nutrition of Plants. Sofia, 1979, vol. II, 324–327.
Pinthus, M.J. – Crop Sci. 1963, 3, 301–304.
Puckridge, D.W. – Aust. J. Agric. Res. 1968, 19, 191–201.
Pugsley, A.T. – Euphytica. 1972, 21, 547–552.
Purohit, S.S. – Hormonal Regulation of Plant. Growth and Development. Dordrecht, Boston, Lancaster, 1985.
Rascio, A. ş.a. – Plant. Physiol. 1992, 98, 908–912.
Rawson, H.M. – Aust. J. Biol. Sci. 1970, 23, 1–15.
Rawson, H.M., Evans, L.T. – Aust. J. Biol. Sci. 1970, 23, 752–764.
Rawson, H.M. – Aust. J. Agric. Res. 1971, 22, 537–546.
Rawson, H.M. – Aust. J. Biol. Sci. 1971, 24, 829–841.
Rawson, H.M., Evans, L.T. – Aust. J. Agric. Res. 1971, 22, 851–863.
Rawson H.M. ş.a. – Planta. 1976, 132, 19–23.
Regnier, T., Macheix, J.J. – J. Agric. Food Chem. 1996, 44, 1727–1730.
Rijven, A.H., Cohen, R. – Aust. J. Biol. Sci. 1961, 14, 552–566.
Salcheva, D. ş.a. – Mineral Nutrition of Plants. Sofia, 1979, vol. II, 52–58.
Saponen, T. – Ph. D. Thesis. Public. Nr. 6, Dept. Bot. Univ. Helsinki, 1980.
Savitch, L.V. ş.a. – Planta. 1997, 201, 18–26.
Sawada, S. – J. Fac. Sci. Univ. Tokyo. Sect. III, Bot. 1970, 10, 233–263.
Shmatko, I., Tkachuk, E. – Mineral Nutrition of Plants. Sofia, 1984, 293–296.
Skoczowski, A. ş.a. – J. Therm. Biol. 1994, 19, 171–176.
Slafer, G.A. ş.a. – Ann. Bot. 1994, 73, 671–677.
Slafer, G.A., Rawson, H.M. – J. Exp. Bot. 1995, 46, 1877–1886.
Smith, I.K. – Plant. Physiol. 1980, 58, 358–362.
Stafer, G.A., Rawson, H.M. – J. Expt. Bot. 1995, 293, 1843–1852.
Storlie, E.W. ş.a. – Crop Sci. 1988, 38, 483–488.

Stoy, V. – Physiol. Plant. 1963, 16, 851–866.
Suge, H., Yamada, N. – Plant. Cell Physiol. 1965, 6, 147–160.
Suge, H., Osada, A. – Plant. Cell Physiol. 1966, 7, 617–630.
Taverner, R.J., Laidman, D.L. – Phytochemistry, 1971, 11, 989.
Thomas, S.M. ş.a. – J. Expt. Bot. 1978, 29, 1161–1168.
Thorne, G.N. – Ann. Bot. (Londra) ,1965, 26, 317–329.
Threwawas, A.J., Jones, A.M. – Whats New in Plant. Physiol. 1981, 12, 5–8.
Tkachuk, K.S., Rozhko, I.I. – Mineral Nutrition of Plants. Sofia, 1979, vol. II, 256–262.
Tkachuk, K.S. – Mineral Nutrition of Plants. Sofia, 1988, vol. V. 93–98.
Troughton, A. – Comm. Bot. Pastures and Field Crops. Hurley, 1962.
Trunova, T.L. – Fiziol. Rast. 1965, 12, 70–77.
Tschakalova, E., Hoffmann, P. – Wiss. Z. Humboldt Univ. Berlin, 1976, 25, 723–736.
Vries, A.P. – Euphytica, 1971, 20, 152–170.
Wang, X., Below, F.E. – Crop Sci. 1996, 36, 121–126.
Wardley, T.M. ş.a. – Plant. Physiol. 1984, 75, 421–424.
Waters, E.R. ş.a. – J. Expt. Bot. 1996, 296, 325–338.
Weeb, M.J., Loneragan, J.F. – Soil Sci. Soc. Am. J. 1988, 52, 1676–1680.
Wheeler, A.W. – Ann. Appl. Biol. 1972, 72, 327–334.
Williams, R.E. – Aust. J. Biol. Sci. 1960, 13, 401–428.
Williams, R.F., Williams, C.N. – Aust. J. Bio;. Sci. 1968, 21, 835–854.
Williams, R.F. – The Shoot Apex and Leaf Growth. Cambridge, 1975.
Wittenbach, V.A. – Plant. Physiol. 1979, 64, 884–887.
Zaitseva, M.G. – Mineral Nutrition of Plants. Sofia, 1984, vol. III, 143–149.
Zamfirescu, M. – Bazele biologice ale producţiei vegetale, Bucureşti, 1977.
Zanoschi, V., Toma, C. – Morfologia şi anatomia plantelor cultivate. Bucureşti, 1985.
Zee, S.Y., O'Brien, T.P. – Aust. J. Biol. Sci. 1971, 24, 35–49.
Ziegler-Jons, A. – Planta. 1989, 178, 164–175.
Zsoldos, F., Haunold, E. – Mineral Nutrition of Plants. Sofia, 1979, vol. II, 275–278.
Yocum, L.E. – J. Agron. Res. 1925, 31, 727.

Capitolul 3
ORYZA SATIVA L. (OREZUL)

Orezul este o plantă anuală, cultivată pe arii mici, în sudul României.

3.1. Fiziologia germinării cariopselor de orez

Cariopsa denumită uzual sămânţă are dimensiunile de 5–10 mm lungime şi 3–5 mm grosime şi reprezintă unitatea morfostructurală comună dintre fruct şi sămânţă. Această structură întâlnită şi la cariopsele de grâu se caracterizează prin existenţa unui înveliş exterior rezultat din concreşterea pericarpului (fructul) cu tegumentul seminal, înveliş ce acoperă endospermul seminal şi embrionul.

Cariopsele deshidratate se află în stare de repaus vegetativ, a cărui durată variază de la câteva săptămâni până la câteva luni (Bewley şi Black, 1982). Starea de repaus vegetativ este indusă atât de tegument, cât şi de embrion. Repausul indus de tegument este determinat de gradul ridicat de impermeabilizare, care împiedică pătrunderea apei şi a oxigenului la interiorul cariopsei, cât şi de prezenţa acidului abscisic (Hayashi, 1976). Penetrarea oxigenului în cariopsă este frânată şi de substanţele fenolice, care în prezenţa peroxidazelor utilizează oxigenul în procesele de oxidare.

Repausul indus de embrion este datorat prezenţei acidului abscisic, principala substanţă hormonală inhibitoare de creştere şi stimulatoare a repausului vegetativ.

Starea de repaus vegetativ este coordonată genetic. Seshu şi Sorrellis (1986) au constatat prezenţa a două gene care coordonează acest proces. Ulterior, Lin ş.a. (1995) au determinat existenţa a 5 loci care coordonează repausul vegetativ. Nakazaki ş.a. (1997) şi Wan ş.a. (1997) au constatat că seminţele din hibridul de orez *Milyang 23*,

cu repaus profund, au avut trei gene implicate în acest proces: Pgi-1 din cromozomul 3, Amp-3 din cromozomul 6 şi Est-9 din cromozomul 7. În hibridul *IR 36*, lipsit de repaus, s-a pus în evidenţă expresia a 3 gene: C din cromozomul 6, Est 9 din cromozomul 7 şi Acp 2 din cromozomul 12. O alelă de la hibridul *IR 36* cu locusul în cromozomul 6 pare să fie responsabilă de repausul vegetativ profund.

Germinarea cariopselor are loc la o temperatură minimă cuprinsă între 10 şi 12 °C. Valoarea optimă a temperaturii de germinare variază între 30 şi 37 °C, iar temperatura maximă variază între 40 şi 42 °C (Mayer şi Poliakoff-Mayber, 1982).

Excesul de apă stagnantă stimulează procesul de germinare (Simpson, 1966) şi hidratarea seminţelor. În seminţele hidratate are loc intensificarea procesului de respiraţie şi deci producerea de energie biochimică necesară pentru creştere.

Dinamica intensităţii procesului de respiraţie este caracteristică şi anume lipseşte faza a 2-a de anaerobioză, care a fost observată la seminţele multor specii, înainte de ruperea pericarpului (Bewley şi Black, 1982).

Imbibiţia coloizilor din celulele endospermului secundar generează presiunea de imbibiţie, care determină ruperea pericarpului. Concomitent cu hidratarea coloizilor celulari are loc şi refacerea structurii plasmalemei şi a tonoplastului.

După 30–60 de minute de la imbibiţia seminţelor, Bhat şi Padayatty (1974) au constatat că are loc iniţierea procesului de biosinteză a proteinelor. La acest proces participă ribozomii din citoplasmă şi ARNm care şi-a menţinut viabilitatea în seminţele deshidratate, aflate în stare de repaus vegetativ.

Procesul de germinare a cariopselor de orez este însoţit şi de biosinteza şi acumularea acizilor nucleici (ADN şi ARN) şi a nucleotidelor: NAD, NADP, $NADH+H^+$, $NADPH+H^+$.

Auxina aflată sub formă de ester în celulele endospermului este transportată la embrion sub formă de acid indolilacetic-inozitol. Conţinutul endospermului în auxină este de 2 700 ng/g substanţă uscată (Epstein ş.a., 1980).

Principala substanţă de rezervă este amidonul, care este depozitat în amiloplaste şi a cărui concentraţie variază în funcţie de soi între 15 şi 37 %. Imediat după hidratarea seminţelor are loc biosinteza amilazelor care catalizează biodegradarea amidonului.

Stratul epitelial al cariopselor de orez biosintetizează activ şi secretă α-amilaze, încă în etapa timpurie a germinării. Acest proces

este reglat, după Mitsui ş.a. (1984), de concentraţia calciului citoplasmatic, sub un posibil control al calmodulinului. Yu (1996) a constatat că reglarea expresiei genelor α-amilazelor din endospermul seminţelor se face de către glucidele solubile, iar a celor din celulele cu aleuronă de către gibereline. Shieu ş.a. (1996) au precizat că sinteza α-amilazelor este codificată de 8 gene. Dintre cei 8 ARNm care codifică izoformele de α-amilaze, ARNm pentru α-amilaza 3 şi 8 constituie 90 % din total.

β-Amilaza, care participă la hidroliza amidonului, este sintetizată mai întâi în scutelum, pentru ca ulterior, o formă aparent inactivă prezentă în endosperm, să devină activă (Okamoto şi Akazava, 1980).

Conţinutul în amidon al cariopselor scade în primele 5 zile de germinare de 1,5 ori, ca urmare a hidrolizei enzimatice, în timp ce conţinutul în glucide solubile creşte de 7,6 ori.

Proteinele depozitate în veziculele proteice conţin 5 % albumine, 10 % globuline şi 5 % prolamine (Beevers, 1976). Globoizii din celulele cu aleuronă conţin: 11,7 % proteine, 7,93 % glucide, 0,06 % fosfor anorganic, 9,41 % inozitol, 14, 7 % apă, 9,45 % potasiu, 0,42 % calciu şi 8,3 % magneziu (Tanaka ş.a., 1973).

În celulele cu aleuronă se găsesc şi fosfataze, care catalizează biodegradarea esterilor fosforici (Liu şi Altschul, 1967).

Palmiano şi Juliano (1972) au constatat că în timpul germinării cariopselor de orez are loc hidroliza proteinelor de rezervă, proces ce determină creşterea conţinutului în aminoacizi liberi de 7,2 ori, după 5 zile de germinare. Fitina este biodegradată rapid în prezenţa fitazei, conţinutul acesteia scăzând de 4,4 ori, concomitent cu eliberarea fosforului anorganic (Ergle şi Guinn, 1959).

Creşterea coleoptilului este stimulată de prezenţa auxinelor. Acest fapt este pus în evidenţă de rezultatele tratamentelor cu soluţii de auxină în concentraţie de 10 μM. După două ore de la efectuarea tratamentelor s-a pus în evidenţă extensia celulelor coleoptilului, iar după 4 ore, extensia este dependentă de etilena endogenă (Breviario ş.a., 1992). Extensia celulelor necesită şi prezenţa ARNm, şi a aminoacizilor. După 60 de minute de la efectuarea tratamentului s-a constatat creşterea concentraţiei a 3 forme de ARNm care codifică biosinteza polipeptidelor cu greutatea moleculară de 22,5, 25,0 şi 33 kDa. După 4 ore de la efectuarea tratamentului s-a constatat biosinteza a 4 forme de ARNm care au codificat biosinteza unor polipeptide cu greutatea moleculară de 35–40 kDa.

3.2. Creşterea plantelor de orez

Rădăciniţa embrionului se transformă într-o rădăcină principală, puţin ramificată, cu lungimea de circa 20 cm. Din nodurile tulpinii se formează numeroase rădăcini adventive, care pătrund în sol până la adâncimea de 50 cm. Aceste rădăcini iau naştere din diviziunea celulelor de la periferia fasciculelor conducătoare (Nemato ş.a., 1995).

Distribuţia rădăcinilor este influenţată de variaţia genotipurilor şi de condiţiile de cultură. Numărul rădăcinilor nodale este corelat pozitiv cu numărul fraţilor, dar cu mici variaţii, în funcţie de genotip. Lungimea rădăcinilor nodale este corelată negativ cu numărul fraţilor şi cu numărul rădăcinilor nodale, iar densitatea lor variază în funcţie de genotip şi de concentraţia azotului şi a oxigenului din sol (Kondo şi Aguilar, 1997).

Determinările efectuate de Inada (1967) au scos în evidenţă că ritmul de creştere a rădăcinii este mai rapid la începutul perioadei de vegetaţie (*Fig. 3.1.*). Perioada de creştere intensă a rădăcinii este si-

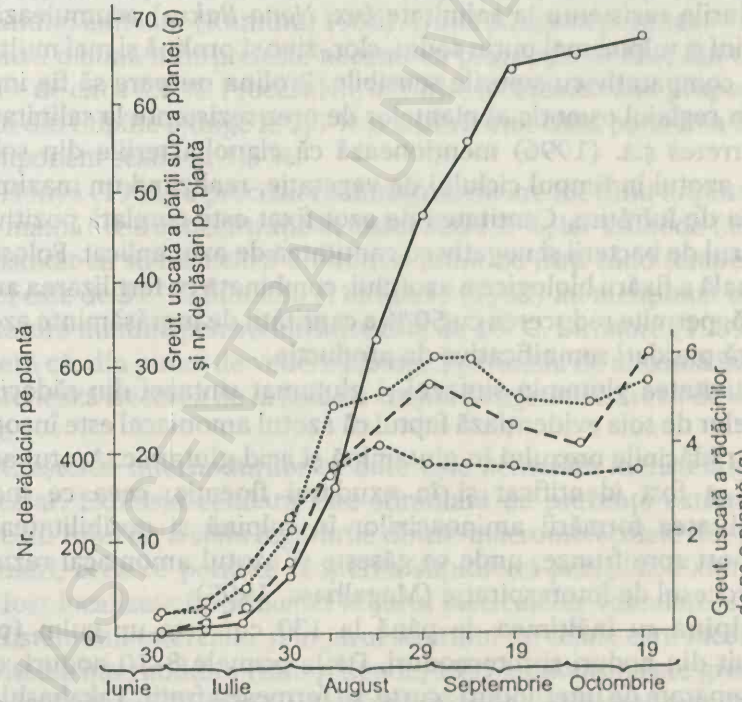

Fig. 3.1. Dinamica creşterii numărului de rădăcini, greutatea uscată, numărul lăstarilor şi greutatea tulpinii la orezul japonez (Unada, 1967)

tuată la începutul formării paniculelor şi corespunde, de altfel, cu perioada de absorbţie intensă a substanţelor minerale, după care intensitatea acestui proces rămâne constantă sau scade (Beyrouty ş.a., 1988). În fazele timpurii de creştere, majoritatea rădăcinilor se găsesc în stratul superficial al solului, până la 20 cm. La recoltare aproximativ 50 % din rădăcini se găsesc sub această adâncime.

Rădăcinile adventive de tip fasciculat suportă bine excesul de apă din solurile inundate. Condiţiile de anaerobioză sunt evitate cu ajutorul structurii specifice a rădăcinii şi a tulpinii. Parenchimul cortical al rădăcinii este prevăzut cu numeroase canale aerifere, care sunt în legătură cu cele din tulpină şi din frunze. În felul acesta oxigenul necesar pentru respiraţia rădăcinilor este transportat prin aceste canale, din atmosferă spre rădăcini.

Orezul este o plantă sensibilă la concentraţiile mărite de săruri din apă. Astfel, Lutts (1995) a constatat că soluţiile cu concentraţia salină de 50 mmol sunt letale pentru plantele de orez, iar plantele tinere în faza de înflorire sunt cele mai sensibile. Lutts ş.a. (1996) au constatat că soiurile rezistente la salinitate (ex. *Nona Bakra*) acumulează în rădăcini şi tulpini mai puţin sodiu, clor, zinc şi prolină şi mai mult potasiu, comparativ cu soiurile sensibile. Prolina nu pare să fie implicată în reglajul osmotic al plantelor de orez rezistente la salinitate.

Carreres ş.a. (1996) menţionează că cianobacteriile din sol fixează azotul în timpul ciclului de vegetaţie, realizând un maximum în faza de înfrăţire. Cantitatea de azot fixat este corelată pozitiv cu numărul de bacterii şi negativ cu cantitatea de azot aplicat. Folosirea raţională a fixării biologice a azotului, combinată cu fertilizarea anorganică, permite reducerea cu 50 % a cantităţii de îngrăşăminte azotate, fără pierderi semnificative de producţie.

Activitatea glutamin sintazei şi glutamat sintazei din rădăcinile plantelor de soia evidenţiază faptul că azotul amoniacal este încorporat în rădăcinile orezului în glutamină şi acid glutamic. Azotul amoniacal a fost identificat şi în exudatul floemic, ceea ce indică posibilitatea formării aminoacizilor în tulpină şi posibilitatea de transport spre frunze, unde se găseşte şi azotul amoniacal rezultat din procesul de fotorespiraţie (Magalhaes, 1995).

Tulpina cu înălţimea de până la 130 cm este un culm (pai), alcătuit din noduri şi internoduri. De la primele 8–10 noduri, care sunt separate de internoduri scurte, se formează fraţii. Takahashi ş.a. (1995) au făcut măsurători biometrice la 262 soiuri de orez, crescute timp de 14 zile la temperatura de 30 °C şi la întuneric. Lungimea me-

die a hipocotilului este de circa 12,3 mm, lungimea primului internod este de 11,1 mm şi a celui de al doilea internod este de 35,1 mm.

Procesul de înfrăţire începe după 10–15 zile de la răsărit, când plantele au 4–5 frunze. Katayama (1951) a constatat că există o corelaţie între formarea frunzelor şi a lăstarilor, aceştia din urmă formându-se cu trei noduri mai spre bază. În felul acesta formarea fraţilor se desfăşoară în paralel cu formarea frunzelor.

Iniţial lăstarii formaţi prin înfrăţire sunt dependenţi de substanţele nutritive furnizate de planta-mamă, pentru ca ulterior, după ce aceştia formează trei frunze şi 4–5 rădăcini, să treacă la nutriţia autotrofă (Ishizuca şi Tanaka, 1963).

Numărul cel mai mare de lăstari se formează după o lună de la transplantare. Ulterior numărul de fraţi scade ca urmare a concurenţei pentru factorii ambianţi de nutriţie: lumină, apă, substanţe minerale.

Capacitatea de înfrăţire este o caracteristică de soi (Yamazaki, 1960), dar creşterea şi dezvoltarea fraţilor este influenţată de factorii mediului ambiant (Kumura, 1956). După Ishizuka şi Tanaka (1963), pentru o bună înfrăţire este necesar ca proporţia de azot din tulpină să fie de circa 3,5 %. Procesul de înfrăţire încetează când proporţia de azot din tulpină ajunge la 2,5 % şi lăstarii mor când ponderea acestui component scade la 1,5 %.

Honya (1961) a precizat că înfrăţirea nu are loc când tulpina plantei-mamă are o concentraţie în fosfor sub 1,5 %, iar Tsunoda (1964) a constatat că se formează un număr mare de fraţi când temperatura apei este de 31 °C. Bîlteanu şi Bîrnaure (1989) au menţionat că temperatura minimă pentru înfrăţire este de 16 °C. Bîrnaure (1989) consideră că, din punct de vedere biologic, perioada de maximă înfrăţire marchează trecerea de la faza de creştere vegetativă la cea de dezvoltare.

Creşterea internodurilor se datoreşte activităţii meristemului intercalar. Extensia celulară este stimulată de prezenţa extensinelor care au rolul de a slăbi legăturile dintre macromoleculele din pereţii celulari, ceea ce permite creşterea suprafeţei pereţilor. Extensinele au fost localizate în principal în jurul fasciculelor vasculare, la baza meristemului intercalar şi în jurul stratului de celule care înconjoară cavitatea internodului (Cho şi Kende, 1997). Extensina are greutatea moleculară de 24,5 kDa şi un pH optim de 4,0. Aplicarea extensinelor sau acidifierea apoplastului determină o creştere mai intensă a internodurilor submerse decât a celor din atmosferă.

Ogawa ş.a. (1996) au făcut analiza genetică a soiului semipitic *Tan Gimbozu* şi a corespondentului cu talie normală şi au constatat că primul reprezintă o mutaţie deficitară în gibereline. Controlul acestui proces este realizat de o genă recesivă care blochează sinteza ent- kaurenului sau a unei etape mai timpurii a ciclului mevalonat.

Coleoptilul plantelor de orez aşezate în poziţie orizontală, în apă şi în aer, execută o mişcare de curbură gravitrop negativă. Această mişcare are loc după 4–5 ore în cazul plantelor situate în apă şi după 5 ore în cazul celor situate în aer, iar ritmul de creştere a fost de 0,39 mm/h în aer şi 0,27 mm/h în apă (Kutschera ş.a., 1991).

Frunzele sunt alcătuite dintr-o teacă despicată ce înveleşte o parte din internod şi din limb. Zanoschi şi Toma (1985) menţionează că limbul are lungimea de 25–30 cm, lăţimea de 6–15 mm şi este acoperit cu peri rigizi. Frunzele au 9–13 nervuri paralele şi o ligulă triunghiulară.

Xinyou şi Kraff (1996) au constatat că ritmul de formare a frunzelor nu se modifică substanţial pe parcursul perioadei de vegetaţie. Acesta scade uşor pe măsură ce creşte poziţia frunzei pe tulpină. Principalul factor care determină acest ritm este temperatura. Astfel, la temperatura de 22 °C ziua şi 30 °C noaptea s-a determinat cel mai mare ritm de formare a frunzelor, dar aceste condiţii inhibă înflorirea.

Nemato ş.a. (1995) au constatat că primordiile foliare se formează după un anumit număr de zile numit plastocron, iar între formarea primordiilor foliare şi formarea şi creşterea organelor plantei există o anumită sincronizare. Astfel, ligula se formează în plastocronul 3, alungirea limbului are loc în plastocronul 4 şi 5, formarea fraţilor are loc în plastocronul 7, rădăcinile principale se formează în plastocronul 8, iar cele de ordinul I şi II, în plastocronul 9 şi 10. În ceea ce priveşte intervalul dintre iniţierea frunzei (plastocron) şi apariţia frunzei (filocrom), s-a constatat că nu este întotdeauna acelaşi.

Kataoka şi Oshara (1980) au constatat că există diferenţe mici în ceea ce priveşte grosimea frunzelor situate la diferite niveluri de inserţie pe tulpină, iar Chonan (1965) a precizat că numărul de celule pe unitatea de suprafaţă foliară creşte de la frunzele bazale spre cele superioare.

Indicele suprafeţei foliare are, după Murata (1961), o valoare mai mică în perioada de formare a fraţilor (0,31), realizează un maximum înainte de înspicat (4,94) şi descreşte pe măsură ce frunzele se usucă (4,42). Indicele suprafeţei foliare este dependent de numărul

de fraţi, de suprafaţa foliară, de fertilizarea cu azot şi de temperatura aerului.

Sinteza şi acumularea asimilatelor în plantele de orez este dependentă de suprafaţa foliară, respectiv de indicele suprafeţei foliare. După Yoshida (1972), valoarea optimă a indicelui suprafeţei foliare, la care se obţine producţia maximă, variază între 4 şi 7. Motsushima ş.a. (1964) au constatat că la un indice egal al suprafeţei foliare soiurile de orez cu frunzele mai mici, subţiri şi erecte, sunt superioare faţă de cele cu frunze puţine şi mari.

Loomis şi Williams (1963) au constatat că media zilnică a radiaţiilor solare interceptate de frunzele de orez este de 400 cal/cm^2, din care 45 % sunt active fotosintetic. Dintre acestea, 5,5 % sunt pierdute prin reflexie (Kishida, 1970) şi 10 % prin absorbţie de ţesutul inactiv.

Intensitatea fotosintezei nete determinată la plantele de orez este în medie de 27 mg CO_2/kg/h, iar punctul de saturaţie la lumină este de 50 000 lx (Murata şi Matsushima, 1978). La un flux de fotoni de 1 800 μmol/m^2/s şi la o temperatură a aerului de 30 °C, intensitatea procesului de fotosinteză are valori mari: 30 μmol CO_2/m^2/s (Koniger şi Winter, 1993). La temperatura de 30 °C şi la un flux de fotoni de 1 000 μmol/m^2/s s-a determinat o diminuare cu 20 % a intensităţii acestui proces. Scăderea intensităţii procesului de respiraţie a fost mai drastică la temperatura de 20 °C şi la un flux de fotoni de 1 800 μmol/m^2/s.

După Hirao ş.a. (1995) valoarea medie a intensităţii procesului de fotosinteză la liniile japoneze este de 21,15 μmol/m^2/s, iar la liniile chineze este de 26,98 μmol/m^2/s.

Conocono ş.a. (1998) au precizat că există o corelaţia semnificativ pozitivă (0,987) între intensitatea procesului de fotosinteză şi acumularea glucidelor în plantele de orez.

Procesul de fotoinhibiţie este dependent de temperatură şi de intensitatea radiaţiilor luminoase şi creşte neliniar cu scăderea temperaturii şi liniar, pe măsura creşterii intensităţii luminoase. Expunerea plantelor de orez timp de 20 ore la temperaturi coborâte (7 °C) şi la o intensitate luminoasă moderată (300 μmol/m^2/s) determină procesul de fotoinhibiţie (Hetherington ş.a., 1989).

Tratamentele cu paclobutrazol nu au modificat intensitatea procesului de fotosinteză. În urma acestui tratament plantele au alocat mai puţine fotosintetizate pentru procesul de creştere şi mai multe pentru sinteza amidonului. În acelaşi timp, s-a constatat reducerea

ritmului de extensie celulară, creşterea conţinutului în clorofilă al frunzelor, fără a se modifica numărul de nervuri din frunze, numărul stomatelor sau dimensiunile acestora (Yim ş.a., 1997).

Intensitatea procesului de **respiraţie** scade rapid de la frunzele tinere spre cele mature şi senescente (Sato şi Kim, 1980).

Procesul de transpiraţie are o intensitate mare datorita faptului că frunzele plantei de orez au celule cu dimensiuni mari.

Creşterea plantelor de orez este influenţată de *factorii interni* reprezentaţi în principal de substanţele hormonale şi de *factorii externi* reprezentaţi de temperatură, umiditate, nutriţia minerală şi lumină.

Substanţele hormonale pot avea un efect stimulator sau inhibitor asupra procesului de creştere. Choi ş.a. (1995) au constatat că frunzele tinere au un conţinut mai mare de gibereline (GA_1, GA_{19}, GA_{53}), care stimulează extensia celulară. Takahashi (1995) a precizat că aplicarea acidului giberelic înainte de începerea extensiei celulare are cel mai evident efect asupra creşterii internodului. Au avut eficienţă asupra acestui proces şi aplicarea simultană a acidului giberelic, acidului abscisic şi a ethrelului, dar numai când concentraţia de acid giberelic a fost scăzută. Aplicate separat, înainte de începerea extensiei celulare, acidul abscisic, benzil adenina, brassinolidul, ethrelul şi auxina nu au avut eficacitate asupra acestui proces. După începerea extensiei celulare, acidul giberelic a stimulat marcant creşterea internodurilor şi se pare că este principalul hormon care intervine în acest proces.

Acidul abscisic (4,5 µmol) şi metil jasmonatul (0,9 µmol) inhibă creşterea plantulelor de orez. Efectul este reversibil în cazul acidului abscisic, dar ireversibil în cazul metil jasmonatului.

Temperatura optimă pentru creştere, pe întreaga perioadă de vegetaţie, variază între 25 şi 30 °C. Koniger şi Winter (1993) au precizat că temperatura coborâtă a solului şi a aerului în timpul nopţii determină reducerea ritmului de creştere a plantelor. Aceste condiţii predispun frunzele la fotoinhibiţie în perioada de lumină şi afectează morfologia frunzelor prin creşterea greutăţii specifice şi a grosimii lor.

Temperatura de 15 °C reprezintă un factor de stres, determinând inhibarea biosintezei clorofilei şi a unor proteine din lanţul transportor de electroni. Această temperatură a avut efect inhibitor asupra activităţii unor enzime din ciclul Calvin: ribulozo-1,5-difosfat carboxilază, fructozo fosfatază, NADP-gliceraldehid-3P-dehidrogenază şi catalază (Maruyama ş.a., 1990). Vu (1997) a constatat că

temperatura ridicată şi concentraţiile mari de dioxid de carbon determină scăderea concentraţiei ribulozo-1,5-difosfat carboxilazei/oxidază cu 23 % şi, respectiv, 22 %.

Bertin ş.a. (1997) au studiat efectul oscilaţiilor de temperatură diurnă/nocturnă de 10 °C/5 °C asupra fluorescenţei clorofilei, în vederea utilizării ca indicator al rezistenţei plantelor de orez la temperaturi coborâte. S-a constatat că expunerea la temperaturi coborâte determină o scădere marcantă a eficienţei fotosistemului II. Determinările efectuate au scos în evidenţă că nu în toate cazurile s-a găsit o corelaţie semnificativă între rezistenţa la temperaturi coborâte pozitive şi fluorescenţa clorofilei.

Temperatura coborâtă (5 °C) a determinat acumularea rapidă a acidului abscisic şi a putresceinei în rădăcinile şi tulpinile soiurilor tolerante la frig, putând fi consideraţi ca indicatori pentru toleranţa la frig (Lee ş.a., 1995).

Tratamentele cu metiljasmonat (10 μmol/m^3), înainte de expunerea la temperaturi coborâte (5 °C), a indus creşterea toleranţei la frig. Efectele acestui tratament au constat în: reducerea deschiderii stomatelor şi a pierderii apei din plante, creşterea concentraţiei de putresceină şi spermină din tulpină şi scăderea celei de spermidină şi creşterea activităţii S-adenozilmetionin decarboxilazei din rădăcini şi tulpini.

Apa care acoperă solul are un rol termoregulator, micşorând diferenţele de temperatură dintre zi şi noapte, la nivelul rădăcinilor. Umiditatea solului are numeroase influenţe asupra plantelor de orez.

În condiţii de stres hidric, Jordan ş.a. (1975) au constatat creşterea concentraţiei de acid abscisic din frunze, care a determinat închiderea hidroactivă a stomatelor. Adaptarea orezului la condiţii de secetă se face prin scăderea potenţialului osmotic la –0,5...–0,8 MPa.

Deficitul hidric determină răsucirea frunzelor care are drept consecinţă reducerea intensităţii transpiraţiei la soiurile rezistente la secetă. Răsucirea frunzelor reduce însă suprafaţa de recepţie a luminii, creşte rezistenţa la difuzia dioxidului de carbon şi scade intensitatea procesului de fotosinteză.

Acumularea glucidelor solubile şi a prolinei menţine potenţialul hidric, protejează enzimele şi păstrează viabilitatea celulelor. În acelaşi timp, stomatele rămân deschise, iar temperatura frunzelor se menţine la valori mai coborâte (Hsiao ş.a., 1984).

Umiditatea ridicată din sol creează condiţii de anaerobioză. Couee ş.a.(1992) au constatat că tulpinile plantelor de orez pot suporta ano-

xia. În aceste condiţii ultrastructura mitocondriilor se modifică: densitatea matricei scade, iar cristele sunt mai dezvoltate. În cazul prelungirii condiţiilor de anoxie, activitatea fumarazei şi succinat dehidrogenazei a fost semnificativ mai scăzută, iar sinteza proteinelor mitocondriale a fost redusă drastic.

Ricard ş.a. (1991) au precizat că anaerobioza determină biosinteza zaharozo sintetazei, activitatea acestei enzime crescând de 2 ori. Anaerobioza determină, după Rivoal ş.a. (1991), o modificare rapidă a expresiei genelor, inducerea biodegradării glucidelor pe cale anaerobă reprezentând o adaptare la menţinerea capacităţii de sinteză a ATP-ului. Autorii consideră că în prima etapă are loc biodegradarea anaerobă pe cale lactică, care determină acidifierea mediului. Activitatea lactat dehidrogenazei creşte în condiţii de anaerobioză de 2–3 ori. În continuare se desfăşoară biodegradarea pe cale alcoolică, care este însoţită de creşterea activităţii alcooldehidrogenazei şi piruvic decarboxilazei.

Soiurile tolerante la excesul de umiditate au coleoptilul şi mezocotilul lung, care se formează mai timpuriu şi cresc mai repede (Biswas şi Yamauchi, 1993).

Necesarul de **substanţe minerale** al plantelor de orez este mai mare comparativ cu al celorlalte cereale.

După datele lui Tretiakov (citat de Bîlteanu şi Bîrnaure, 1989), pentru 100 kg cariopse şi producţia de paie corespunzătoare, orezul consumă: 2,42 kg azot, 1,2 kg P_2O_5 şi 3,0 kg K_2O. Din cantitatea totală absorbită, se depozitează în pseudocariopse 71 % din azot, 68 % din fosfor şi 17 % din potasiu.

Absorbţia azotului se face în proporţie de 30 % în perioada de înfrăţire şi de formare a rădăcinilor, 28 % în perioada de alungire a paiului şi de înflorit şi 20 % pe durata formării pseudocariopselor (Bîlteanu şi Bîrnaure, 1989). Perioada critică pentru nutriţia cu azot este în faza de înfrăţire şi de începere a alungirii paiului, iar pentru fosfor, în perioada de înflorire şi de maturare.

Principala sursă de azot pentru umplerea seminţelor este cel provenit din frunzele senescente. Azotul remobilizat primit de la frunzele tinere reprezintă 46 % din totalul azotului. Principala sursă de azot este ribulozo-1,5-difosfat carboxilaza, precum şi alte proteine. Glutationul este principalul aminoacid liber din frunze, iar glutamina şi aspartatul, principalele forme de transfer, care reprezintă 42 %, respectiv 12 % din aminoacizii din floem (Kamachi ş.a., 1991).

În procesul de reutilizare a azotului din frunzele senescente un rol important îl are glutamin sintaza care catalizează transformarea glutamatului în glutamină, în prezenţa amoniacului.

Mengel şi Kirkby (1978) menţionează că siliciul formează cu constituenţii pereţilor celulari complexe cu rol structural în realizarea rigidităţii frunzelor. Combinat cu celuloza, formează un strat subcuticular care previne transpiraţia excesivă, precum şi efectul toxic al fierului şi manganului.

Snyder şi Jones (1988) au constatat că frunzele de orez prezintă simptome de cloroză în cazul în care concentraţia de fier depăşeşte 3,4 g/kg de sol.

Carenţa de fosfor reprezintă unul din cei mai importanţi factori limitativi ai producţiei de orez, în condiţiile solurilor acide. Efectele negative cele mai importante au constat în diminuarea substanţei uscate şi a conţinutului de fosfor din tulpină (Fageria şi Baligar, 1997).

În solurile acide excesul de aluminiu poate deveni toxic pentru plantele de orez (Tang Van Hai, 1993). Creşterea concentraţiei de aluminiu din soluţia solului determină acumularea acestui element în rădăcini, ceea ce împiedică translocarea magneziului şi fosforului spre organele aeriene. După Taylor (1991), fosforul formează un complex alumino-fosfat, legat de pereţii celulari. În condiţiile unei concentraţii de aluminiu, în soluţia solului, de 2–10 mg/l producţia medie de orez a scăzut cu 85 %.

Shanon ş.a. (1998) au constatat că salinitatea determină diminuarea vitezei de răsărire şi scăderea conţinutului în substanţă uscată din rădăcină şi tulpină. Frunzele plantelor de orez crescute într-o soluţie cu concentraţia în săruri de 16 dS/m au de 5 ori mai mult sodiu şi de trei ori mai mult clor comparativ cu varianta-martor. Conţinutul în potasiu din frunze a scăzut cu 40 %, în timp ce conţinutul în calciu şi magneziu nu a fost afectat.

Lumina reprezintă un factor important pentru plantele de orez, care sunt plante heliofile. Lumina difuză şi nebulozitatea reduc intensitatea procesului de fotosinteză, acumularea substanţei uscate şi producţia de orez.

3.3. Procesul de dezvoltare la plantele de orez

Perioada de vegetaţie a plantelor de orez a fost subdivizată în două faze: vegetativă şi generativă, prima fază durează de la germi-

narea seminţelor şi până la iniţierea paniculului, iar a doua de la iniţierea paniculului până la recoltare.

Faza vegetativă a fost subdivizată de Vergara şi Chang (1985) în două etape: etapa vegetativă iniţială, în timpul căreia plantele de orez sunt insensibile la durata fotoperioadei, şi etapa finală, inductivă, în care plantele devin sensibile la fotoperioadă. Roberts şi Summerfield (1987) împart faza de vegetaţie în trei etape: preinductivă, inductivă şi postinductivă, plantele de orez fiind sensibile la durata fotoperioadei doar în etapa inductivă. Yin ş.a. (1997) denumesc aceste faze: faza vegetativă de bază, faza sensibilă la fotoperioadă şi faza postsensitivă.

Durata perioadei de juvenilitate (faza vegetativă de bază) variază, în funcţie de soi, între 16,7 şi 45,4 zile (Yin ş.a., 1997). Aceasta a fost mai lungă în condiţii de temperatură coborâtă. Durata perioadei sensibile la fotoperioadă a variat între 3,6 şi 24,1 zile în condiţii de fotoperioade scurte şi între 10,5 şi 76,5 zile în condiţii de fotoperioade lungi (Yin ş.a., 1997). După alţi autori, această perioadă variază între 14,4 zile şi 42 zile (Collinson ş.a., 1992).

Durata perioadei postinductive (postsenzitivă) a variat, după Yin ş.a. (1997), între 18,0 şi 37,2 zile.

Sensibilitatea la fotoperioadă este controlată genetic (Vergara şi Chang, 1985) şi este determinată de două gene parţial dominante. Soiurile foarte sensibile au allele parţial dominante pentru fotoperioadă la ambele gene, soiurile sensibile au allele parţial dominante la locusul principal pentru sensibilitatea la fotoperioadă (Se-1), iar cele insensibile au allele parţial dominante la locusul Se-3 (Poonyarit ş.a., 1989).

Orezul este o plantă de zi scurtă şi fotoperioadele lungi prelungesc durata fazei inductive.

Kang ş.a. (1995) au constatat că dezvoltarea organelor florale este controlată de un grup de gene din domeniul MADS-box, iar genele QsMADS-3 sunt, probabil, omoloage cu genele AGAMOUS din *Arabidopsis*.

Yin ş.a. (1997) menţionează că etapa de preînflorire este influenţată de temperatura ambiantă. În general, temperaturile ridicate grăbesc, iar cele coborâte întârzie momentul înfloritului, dar şi temperaturile foarte ridicate pot avea efect inhibitor asupra acestui proces (Haniu ş.a., 1983). Etapa cu sensibilitate maximă la temperatură este cu aproximativ 10 zile înainte de iniţierea paniculului (Shibata ş.a., 1973). Yin ş.a. (1997), bazaţi pe datele experimentale obţinute,

au împărţit perioada de la răsărit la înflorit în trei etape, în funcţie de sensibilitatea la temperatură: în etapa a doua sensibilitatea la temperatură este mai mare comparativ cu celelalte două etape, dar fără să difere semnificativ. Etapa cu sensibilitate maximă la temperatură variază în funcţie de soi şi începe după 20 de zile de la răsărit la soiurile *japonica* şi la 32,4–64,2 zile de la răsărit la soiurile *indica*. Această etapă se încheie la 16,4–38,1 zile înainte de înflorit.

Nemoto ş.a. (1995) au constatat că inflorescenţele se formează în ultimele 4 filocroame, respectiv în filocroamele 9–13. Procesul de formare a paniculului a fost studiat de Murata şi Matsushita (1975). La început se formează rahisul primar, după care apar primordiile rahisurilor secundare, alternativ, pe două rânduri. După 10–12 zile de la iniţierea paniculului începe diferenţierea spiculeţelor. Numărul lor variază, în funcţie de soi, între 80 şi 200.

Spiculeţele au lungimea de circa 9 mm şi conţin o floare. Acestea sunt prevăzute la bază cu 4 glume: 2 inferioare sub forma unor solzi şi 2 superioare lungi de 2,0–2,5 mm. Paleea inferioară este lungă, iar cea superioară este mică. Între palee se află 6 stamine şi un pistil cu ovarul superior, unicarpelar şi un stigmat bifidat. La baza ovarului se găsesc 2 lodicule (Zanoschi şi Toma, 1985).

În timpul dezvoltării anterelor, în faza de microsporogeneză, Kawaguchi ş.a. (1996) au determinat o concentraţie mai mare a unui tetraglucid format din arabani şi galactani. Scăderea temperaturii a determinat diminuarea concentraţiei acestui oligoglucid şi creşterea concentraţiei de zaharoză. Autorii cred că acest compus are rol în dezvoltarea anterelor şi în răspunsul acestora la acţiunea temperaturilor coborâte.

Fertilitatea polenului poate fi afectată de temperaturile ridicate. Wang ş.a. (1995) au precizat că genele termosenzitive ale androsterilităţii (TGMS) sunt localizate în cromozomul 8.

Deschiderea spiculeţelor, adică înfloritul, se realizează cu participarea lodiculelor care devin turgescente şi despart paleele, deschizând floarea. Durata perioadei de înflorire variază între 5 şi 9 zile (Bîlteanu şi Bîrnaure, 1989) şi se poate prelungi până la 20 de zile. Temperatura optimă pentru înflorire este de 28–32 °C în timpul zilei şi cu 2–4 °C mai coborâtă în timpul nopţii (Xinyou ş.a.,1996; Yin ş.a., 1996).

Cele mai multe flori înfloresc între ora 14 şi 16, cu mici diferenţe, în funcţie de soi. Jones (1924) a constatat că din 1 505 flori studiate,

3 înfloresc între ora 8 şi 10, 148 înfloresc între ora 10 şi 12, 1 150 înfloresc între ora 14 şi 16 şi 8 între ora 16 şi 17.

Polenizarea are loc simultan în toate florile unei inflorescenţe, iar germinarea polenului are loc în 1–3 minute (Murata şi Matsushita, 1975). Tuburile polinice pătrund în sacul embrionar prin micropil, după circa 30 de minute de la înflorire. Unul din gameţii masculi fuzionează cu două nuclee polare, formând nucleul triploid al endospermului primar după 2,5–3,0 ore de la înflorire. Prin diviziunea acestui nucleu se formează în 24 ore aproximativ 70 de nuclee, din care va rezulta endospermul. Oosfera fecundată se divide, formând după 6–8 ore embrionul.

Temperatura optimă pentru polenizare este de 31–32 °C, temperatura minimă variază între 10 şi 13 °C, iar cea maximă poate să atingă 60 °C (Goto, 1931). Temperatura minimă pentru fecundare este de 15 °C. Temperaturile coborâte şi stresul hidric au efecte nefavorabile asupra proceselor de polenizare şi fecundare.

Deficitul hidric din timpul perioadei de înflorire determină polenizarea anormală a florilor.

După aproximativ 4 zile de la înflorit, endospermul este deja format şi începe depozitarea amidonului, iar după aproximativ 10 zile cariopsa devine compactă.

Prin diferenţierea stratului extern al endospermului se formează stratul celulelor cu aleuronă, iar după 10–16 zile de la înflorit cariopsele ajung la dimensiunile normale. Acumularea substanţei uscate în cariopse se intensifică până la 26–30 zile după înflorit. Formarea completă a cariopselor se realizează în decurs de 35–45 de zile, pe parcursul cărora se pot deosebi 3 faze: faza în lapte, de ceară şi maturitate deplină.

Dimensiunile cariopselor sunt determinate de gradul de deschidere a paleei şi lodiculei, care este întotdeauna acelaşi.

3.4. Transportul şi depozitarea asimilatelor

Înainte de iniţierea paniculului, substanţele fotosintetizate sunt dirijate spre organele vegetative, care au o creştere intensă. După formarea paniculului, substanţele fotosintetizate se depozitează iniţial în frunze şi apoi în flori. După fecundare, transportul asimilatelor este dirijat prioritar spre cariopse, dar în acelaşi timp are loc şi transportul glucidelor depozitate în frunze înainte de fecundare (*Fig. 3.2.*).

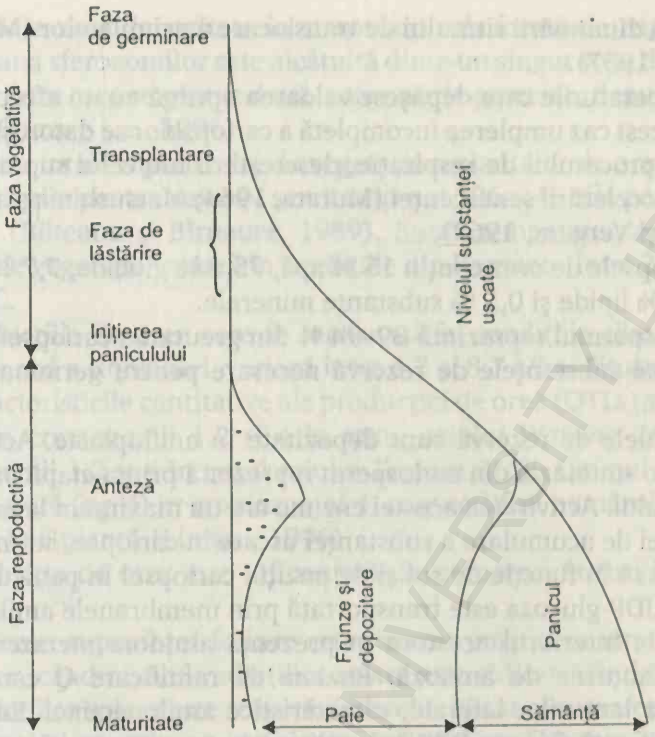

Fig. 3.2. Depozitarea temporară a glucidelor şi a substanţei uscate în diferitele organe ale plantelor de orez (Murata şi Matsushima, 1976)

Cock şi Yoshida (1972), utilizând carbon marcat (^{14}C), au dovedit că numai aproximativ 68 % din asimilatele depozitate în organele vegetative sunt translocate spre inflorescenţe. Aproximativ 20 % din substanţe sunt utilizate în procesul de respiraţie, iar 12 % rămân în frunze.

Cantitatea de substanţe depozitate în frunze, înainte de înflorire şi translocată ulterior, variază, după Yoshida (1972), în limite largi: 0 % şi 90 %, în funcţie de nivelul de fertilizare, durata perioadei de vegetaţie şi intensitatea procesului de fotosinteză în perioada ce precede anteza (Yoshida şi Ahn, 1968; Soga şi Nozaki, 1957; Kumura, 1960).

Murata (1964) a precizat că temperatura optimă pentru umplerea cariopselor, la soiurile japoneze, este de 20–22 °C. La temperaturi mai coborâte are loc întârzierea procesului de umplere a cariopselor,

datorată diminuării ritmului de translocare a asimilatelor (Matsushima ş.a., 1957).

Temperaturile care depăşesc valoarea optimă au un efect similar, dar în acest caz umplerea incompletă a cariopselor se datoreşte intensificării procesului de respiraţie, descreşterii indicelui suprafeţei foliare şi accelerării senescenţei (Murata, 1964; Matsushima ş.a., 1957; Tanaca şi Vergara, 1967).

Cariopsele de orez conţin 15 % apă, 75,6 % glucide, 7,7 % proteine, 0,4 % lipide şi 0,5 % substanţe minerale.

Endospermul reprezintă 89–94 % din greutatea cariopsei de orez şi conţine substanţele de rezervă necesare pentru germinarea embrionului.

Glucidele de rezervă sunt depozitate în amiloplaste. Activitatea zaharozo sintetazei din endosperm reprezintă prima etapă în sinteza amidonului. Activitatea acestei enzime are un maximum la începutul perioadei de acumulare a substanţei uscate în cariopse, iar intensitatea variază în funcţie de soi şi de poziţia cariopsei în panicul (Kato, 1995). UDP-glucoza este transportată prin membranele amiloplastelor, iar la interiorul acestora în prezenţa amidonsintetazei se formează lanţurile de amiloză. Enzima de ramificare Q catalizează formarea lanţurilor laterale, caracteristice amilopectinei. Enzima Q este codificată de gena RBE-1, localizată în cromozomul 6, iar genele Flo-2 din cromozomul 4 reglează expresia genelor RBE-1 (Kawasaki ş.a., 1996).

Expresia genelor care codifică proteinele de rezervă este reglată în perioada scurtă de maturare a seminţelor (Nakase ş.a., 1996). Proteinele din endosperm sunt reprezentate de gluteline, prolamine, albumine şi globuline. Dintre acestea glutelinele reprezintă aproximativ 80 % din proteinele de rezervă din endosperm şi sunt depozitate în vezicule cu forma neregulată împreună cu globulinele. Glutelinele sunt codificate de 10 gene care fac parte din două subfamilii: Glu A şi Glu B (Fakaiwa, 1996). Prolaminele cu greutatea moleculară de 13 kDa sunt depozitate în vezicule sferice (Krishnan şi White, 1995). Proteinele din embrion sunt reprezentate în principal de globuline care se găsesc acumulate în vezicule împreună cu gluteline (Krishnan şi White, 1997). Proteinele din endosperm se crede că se sintetizează în reticulul endoplasmatic rugos, de unde sunt transportate în complexul Golgi, care generează veziculele proteice. Originea veziculelor proteice din embrion nu este încă bine precizată (Krishnan ş.a., 1992).

Lipidele sunt depozitate în sferozomi sub formă de trigliceride. Membrana sferozomilor este alcătuită dintr-un singur strat de fosfolipide, printre care se găsesc două izoforme de proteine, denumite oleozine (Chuang ş.a., 1996).

Durata totală a perioadei de vegetaţie a plantelor de orez este de 126–135 zile pentru soiurile semitardive şi 136–145 zile pentru cele tardive (Bîlteanu şi Bîrnaure, 1989). Suma temperaturilor din perioada de vegetaţie variază în condiţiile din România între 2400 °C şi 3200 °C.

Producţiile de orez care se realizează în condiţiile climatice din zona de sud a României variază între 4,2 şi 8,7 t/ha. Situsurile pentru caracteristicile cantitative ale producţiei de orez (QTLs) sunt localizate în cromozomii 1,2 şi 4 în cazul soiului *Waiying 2/CB* şi în cromozomii 1,2 şi 4 în cazul soiului *Tesanai 2/CB*. Ultimul soi are o genă majoră (np 4) în cromozomul 4, care codifică numărul de panicule de la o plantă (Lin ş.a., 1996).

Producţia de orez este influenţată de numeroşi factori interni şi externi.

Indicele suprafeţei foliare este corelat pozitiv cu umplerea cariopselor, când nivelul radiaţiilor solare este ridicat. Când intensitatea radiaţiilor solare este scăzută, indicele ridicat al suprafeţei foliare este corelat negativ cu umplerea cariopselor (Murata şi Osada, 1958).

Tsuno (1968) a constatat că producţia de orez este cu atât mai mare, cu cât perioada de umplere a cariopselor este mai lungă. Durata acestei perioade este în medie de 40 zile.

Acumularea substanţei uscate în cariopse este influenţată de factorii externi.

Azotul influenţează atât creşterea vegetativă, cât şi intensitatea mai mare a procesului de fotosinteză, un indice mai ridicat al suprafeţei foliare şi în final o bună acumulare a substanţei uscate în cariopse. Circa 30–40 % din azotul total este absorbit în perioada de umplere a cariopselor (Matsushima ş.a., 1966). Perioadele critice când plantele de orez au nevoie de cantităţi sporite de azot şi îl utilizează în modul cel mai eficient sunt: diferenţierea spiculeţelor şi diviziunea reductivă.

Dozele mari de azot, aplicate spre sfârşitul perioadei de vegetaţie, au efect negativ asupra producţiei de orez (Monaca, 1961), dar efectul este similar chiar şi când se aplică la plantare (Kumura şi Takeda, 1962). Creşterile vegetative mari, plantele debile şi alungite, compe-

tiţia dintre spiculeţe etc., toate contribuie la diminuarea producţiei (Wada, 1969).

Salinitatea crescută a soluţiei solului stimulează procesul de biodegradare a clorofilei, protoliza creşte cu 21 % în 4 zile, iar ribulozo-1,5-difosfat carboxilaza/oxidaza reprezintă 73–80 % din proteinele biodegradate (Kang şi Titus, 1989).

Salinitatea determină, după Cui ş.a. (1995), scăderea numărului ramificaţiilor primare şi secundare ale paniculului şi a numărului de cariopse. Pe măsura creşterii salinităţii, s-a constatat scăderea numărului de cariopse maturate.

Kuznetsov ş.a. (1993) au constatat că expunerea plantulelor de orez la temperatura de 47 °C pentru 3 ore a determinat creşterea rezistenţei la salinitate. Aceasta este corelată cu sinteza etilenei, acumularea de prolină şi putresceină, sinteza "de novo" a unor polipeptide aşa cum este osmotinul. Aceasta dovedeşte că în acest proces este implicată şi modificarea expresiei genelor.

Nguyen ş.a. (1997) menţionează că **seceta** constituie un factor principal care limitează producţia la plantele de orez, iar efectele acesteia variază în funcţie de soi. Soiurile de orez care pot forma câteva rădăcini groase şi lungi, producând mai multe rădăcini laterale, au capacitate mai mare de absorbţie a cantităţilor mici de apă existente în sol, în perioadele secetoase. O altă cale de adaptare o constituie reglajul osmotic, care se realizează prin acumularea de substanţe osmotic active şi în principal prolină. De asemenea, datorită faptului că frunzele plantelor de orez au cantităţi mici de ceruri, transpiraţia cuticulară este mare, ceea ce determină ca în zonele secetoase să se cultive soiuri cu cuticula mai groasă. În alegerea soiurilor trebuie să se ţină seama şi de capacitatea acestora de a utiliza apa, respectiv de productivitatea transpiraţiei (subst. uscată asimilată/100 ml apă transpirată).

Microorganismele patogene pot determina pierderi mari culturilor de orez. Plantele de orez se apără prin reacţii pasive şi active, ultimele având eficacitatea cea mai mare, finalizându-se prin biosinteza unor substanţe toxice pentru patogeni: fitoalexinele. Aceste substanţe sunt în principal flavonoide şi diterpenoide ca: sakuranetin, momilolactonă A, orizalexin S, fitocasin E etc. (Dillon, 1997; Koga ş.a., 1997; Najiri ş.a., 1996). Reddy ş.a. (1996) menţionează că enzima calcon sintază, enzima-cheie a sintezei substanţelor flavonoide, este codificată de genele din cromozomul 11.

Conţinutul în acid salicilic din plantele de orez variază între 0,01 şi 37,19 μg/g substanţă uscată. Silverman ş.a. (1995) au constatat că acidul salicilic induce rezistenţa plantelor la atacul patogen, aceasta fiind corelată cu concentraţia în acid salicilic din frunzele a 28 de soiuri.

Schwezer ş.a. (1997) au constatat că acidul jasmonic induce acumularea unor proteine codificate de genele patogenezei. Atacul patogen nu determină însă creşterea conţinutului în acid jasmonic şi din această cauză nu este necesar pentru inducerea genelor patogenezei, ci reprezintă un semnal pentru un alt ciclu al patogenezei.

BIBLIOGRAFIE

Beevers, L. – Nitrogen Metabolism in Plants. Londra, 1976.

Bertin, P. ş.a. – Crop Sci. 1997, 37, 1727–1735.

Bewley, J.D., Black, M. – Physiology and Biochemistry of Seeds. Berlin,Heidelberg, New York, 1982.

Bhat, S.P., Podayatty, J.D. – Indian J. Biochem. Biophys. 1974, 11, 47–50.

Biswas, J.K. şi *Yamauchi, M.* – Philippine J. Crop Sci. 1993, 18, 35.

Bîlteanu, C. şi *Bîrnaure, V.* – Fitotehnie. Bucureşti, 1989.

Breviario, D. ş.a. – Plant. Physiol. 1992, 98, 488–495.

Carreres, R. ş.a. – J. Agric. Sci. 1996, 127, 295–302.

Cho, J. – Bull. Nat. Inst. Agr. Sci. Japan. 1956, 6, 61–101.

Cho, H.T., Kende, H. – Plant. Physiol. 1997, 113, 1137–1143.

Cho, H.T., Kende, H. – Plant. Physiol. 1997, 113, 1145–1151.

Choi, Y.H. ş.a. – Plant. Cell Physiol. 1995, 36, 997–1001.

Chonan, N. – Thoku J. Agr. Res. 1965, 16, 1–12.

Chuang, R.L.C. ş.a. – J. Biochem. 1996, 120, 74–81.

Cock, J.H., Yoshida, S. – Proc. Crop Sci. Soc. Japan. 1972, 41, 226–234.

Collison, S.T. ş.a. – Ann. Bot. 1992, 70, 339–346.

Collinson, S.T. ş.a. – Ann. Bot. 1992, 71, 389–394.

Concono, E.A. ş.a. – Crop Sci. 1998, 38, 987–995.

Couee, I. ş.a. – Plant. Physiol. 1992, 98, 411–425.

Cui, H. ş.a. – Jap. J. Crop Sci. 1995, 64, 593–600.

Dillon, V.M. – Phytochemistry. 1997, 44, 599–603.

Epstein, E. ş.a. – Plant. Physiol. 1980, 65, 415–419.

Ergle, D.R., Guinn, G. – Plant. Physiol. 1959, 34, 476–480.

Evans, L.T. – în Plant. Respons to Climatic Factors. UNESCO, Paris 1973, 21–35.
Fageria, N.K., Baligar, V.C. – J. Plant. Nutr. 1997, 20, 499–509.
Fakaiwa, F. ş.a. – Plant. Mol. Biol. 1996, 30, 1207–1221.
Fujii, Y. – Bull. Fac. Agr. Saga Univ. 1961, 12, 1–17.
Goto, K. – Memoir Fac. Sci. Agr. Taihoku Imper. Univ. 1931, 3, 61–197.
Hall, V.L. ş.a. – Agron. j. 1968, 60, 450–453.
Haniu, Y.H. ş.a. – Japan. J. Crop Sci., 1983, 52, 135–142.
Hayase, H. ş.a. – Proc. Crop Sci. Soc. Japan. 1969, 38, 706–711.
Hayashi, M. – Japan J. Trop. Agric. 1976, 19, 156–161.
Hetherington, S.E. ş.a. – Plant. Physiol. 1989, 90, 1609–1615.
Hidaka, N. – Bull. Nat. Inst. Agr. Sci. Japan. 1968, 15, 1–175.
Hidema, J. ş.a. – Plant. Physiol. 1991, 97, 1287–1293.
Hirao, K. ş.a. – Jap. J. Crop Sci. 1995, 64, 209–2155.
Honya, K. – Thoku Agr. Expt. Sta. Bull. 1961, 21, 1–143.
Hsiao, T.C. ş.a. – Plant. Physiol. 1984, 75, 338–348.
Inada, K. – Bull. Nat. Inst. Agr. Sci. Japan. 1967, 16, 19–156.
Ishizuka, Y., Tanaka, A. – Studies on the nutrio-physiology on the rice plant. Tokio, 1963.
Jones, J.V. – Agron. J. 1924, 16, 665–670.
Jordan, W.R. ş.a. – Plant. Physiol. 1975, 56, 595–599.
Kamachi, K. ş.a. – Plant. Physiol. 1991, 96, 411–417.
Kang, S.M., Titus, J.S. – Plant. Physiol. 1989, 91, 1232–1237.
Kang, H.G. ş.a. – Plant. Mol. Biol. 1995, 29, 1–10.
Kataoka, K., Oohara, H. – Bull. Fac. Agr. Tamagawa Univ. 1980, 20, 32–39.
Katayama, T. – Studies on the tillering of rice, weat and barley. Tokio, 1951.
Kato, T. – Crop Sci. 1995, 35, 821–831.
Kawaguchi, K. ş.a. – Plant. J. 1996, 9, 777–785.
Kawasaki, T. ş.a. – Plant. Physiol. 1966, 110, 89–96.
Kisida, K. – Proc. General Meet. Soc. Agr. Meteor. Japan. 1970, 25–26.
Koga, J. ş.a. – Phytochemistry. 1997, 44, 249–253.
Kondo, M., Aguilar, A. – Philippine J. Crop Sci. 1997, 22, 17.
Koniger, M., Winter, K. – Agronomie. 1993, 13, 423–431.
Krishnan, H.B. ş.a. – Plant. Sci. 1992, 81, 1–11.
Krishnan, H.B., White, J.A. – Plant. Physiol. 1995, 109, 1491–1495.
Krishnan, H.B., White, J.Q. – Crop Sci. 1997, 37, 932–939.
Kumura, A. – Proc. Crop Sci. Soc. Japan. 1956, 24, 177–180.

Kumura, A. – în Experimental methods in crop science Tokio, 1960, 195–274.

Kumura, A., Takeda, T. – Proc. Crop Sci. Soc. Japan. 1962, 30, 261–265.

Kusnetsov, V. ş.a.– Plant. Physiol. Biochem. 1993, 31, 181–188.

Lee, T.M. ş.a. – Crop Sci. 1995, 35, 502–508.

Lin, S.Y. ş.a. – Pre harvest sprouting in cereals. Noda şi Mares edit. Tokyo, 171–176.

Lin, H.X. ş.a. – Theor. Appl. Genet. 1996, 92, 920–927.

Loomis, R.S., Williams, W.A. – Crop Sci. 1963, 3, 67–72.

Lui, N.S.T., Altschul, A.M. – Arch. Biochem. Biophys. 1967, 121, 678–684.

Lutts, S. ş.a. – J. Exp. Bot. 1995, 293, 1843–1852.

Lutts, S. ş.a. – Plant. Growth Regul. 1996, 19, 207–218.

Magalhaes, J.R. – J. Plant. Nutr. 1995, 18, 1861–1873.

Maruyama, S. ş.a. – Plant. Cell Physiol. 1990, 31, 303–309.

Matsushima, S. – Bull. Nat. Inst. Agr. Sci. Japan. 1957, 5, 1–271.

Matsushima, S. ş.a. – Proc. Crop Sci. Soc. Japan. 1957, 25, 203–206.

Matsushima, S., Manaka, T. – Proc. Crop Sci. Soc. Japan. 1959, 27, 432–434.

Matsushima, S. ş.a. – Proc. Crop Sci. Soc. Japan. 1964, 33, 44–48.

Matsushima, S. ş.a. – Proc. Crop Sci. Soc. Japan. 1966, 34, 321–328.

Matsushima, S. – Crop Scienc in Rice. Tokio, 1966.

McCree, K.J. – în Prediction and measurement of photosyntetic productivity. Agr. Publ. and Docum. Wageningen, 1970.

Mengel, R., Kirkby, A. – Principles of Plant. Nutrition. Berna, 1978.

Mitsui, T. ş.a. – Plant. Physiol. 1984, 75, 21–25.

Monsi, M., Murata, Y. – în Prediction and measurement of photosynthetic productivity. Agr. Publ. and Docum. Wageningen, 1970.

Murata, Y. – Bull. Nat. Inst. Agr. Sci. Japan. 1961, 9, 1–169.

Murata, Y. – în Mineral Nutrition in Rice Plants. Baltimore, 1964, 385–400.

Murata, Y. – Proc. Crop Sci. Soc. Japan. 1964, 33, 59–63.

Murata, Y. ş.a. – Proc. Crop Sci. Soc. Japan. 1968, 37, 685–691.

Murata, Y., – în Physiological Aspects of Crop Yield. Wisconsin, 1969, 235–259.

Murata, Y., Matsushita, S. – în Crop Physiology. Cambridge, Londra, New York, Melburn, 1978.

Najiri, H. ş.a. – Plant. Physiol. 1996, 110, 387–392.

Nakase, M. ş.a. – Plant. Mol. Biol. 1966, 32, 621–630.

Nakazaki, J.W.T. ş.a. – Crop Sci. 1997, 37, 1759–1763.

Nemota, K. ş.a. – Crop Sci. 1995, 35, 24–29.

Ogawa, S. ş.a. – Plant. Cell Physiol. 1996, 37, 363–368.
Okajima, H. – Thoku Univ. Inst. Agr. Res. Bull. 1960, 12, 1–146.
Okamoto, K., Akazawa, T. – Plant. Physiol. 1980, 65, 81–84.
Palmiano, E.P., Juliano, B.O. – Plant. Physiol. 1972, 49, 751–756.
Poonyarit, M. ş.a. – Crop Sci. 1989, 29, 647–652.
Ramachandran, C., Raghavan, V. – J. Exp. Bot. 1990, 41, 398–399.
Reddy, A.R. ş.a. – Plant. Mol. Biol. 1996, 35, 821–831.
Ricard, B. ş.a. – Plant. Physiol. 1991, 95, 669–674.
Rivoal, J. ş.a. – Plant. Physiol. 1991, 95, 682–686.
Roberts, E.H., Summerfield, R.J. – Manipulation of Flowering. Atherton edit. Londra,1987, 17–50.
Sato, K., Kim, J.M. – Jap. J. Crop. Sci. 1980, 49, 251–256.
Schweizer, P. ş.a. – Plant. Physiol. 1997, 114, 79–88.
Seshu, D.V., Sorrells M.E. – In Rice Genetics. Los Banos, 369–382.
Shanon, M.C. ş.a. – Crop Sci. 1998, 38, 394–398.
Shibata, M.K. ş.a. – Proc. Crop. Sci. Soc. Japan. 1873, 42, 267–274.
Shieu, J.J. ş.a. – J. Biol. Chem. 1996, 271, 26998–27004.
Silverman, P. ş.a. – Plant. Physiol. 1995, 108, 633–639.
Simpson, G.M. – Can. J. Bot. 1966, 44, 1–9.
Snyder, G.H., Jones, D.B. – Soil Sci. Soc. Am. J. 1988, 52, 1043–1046.
Soga, Y., Nozaki, M. – Proc. Crop Sci. Soc. Japan. 1957, 26, 105–108.
Takahashi, K. – Thoku J. Agric. Res. 1995, 45, 43–53.
Takahashi, K. ş.a. – Jap. J. Crop Sci. 1995, 64, 66–72.
Tanaka, A. – Sci. Soil Manure Japan. 1958, 29, 327–333.
Tanaka, A., Vergara, B.S. – Far East IRC Newsletter Special Issue. 1967, 26–42.
Tanaka, K. ş.a. – Arch. Biochem. Biophys. 1973, 155, 136–143.
Tanaka, T. – Bull. Nat. Inst. Agr. Sci. Japan. 1972, 19, 1–100.
Tang, V.H. ş.a. – Agronomie. 1993, 13, 853–860.
Taylor, G.J. – Cuorent Topics in Plants Biochemistry, 1991, 10, 57–93.
Tsai, F.Y. ş.a. – Plant. Growth Regul. 1997, 21, 37–42.
Tsuno, Y. – Proc. Symp. on Comparative Studies on the Primary Productivity of Various Terestrial Ecosystems. J. IBP 1968, 22–28.
Tsuno, Y., Kitakado, K. – Proc. Crop Sci. Soc. Japan. 1970, 1, 11–12.
Tsunoda, S. – în Morphology and Function on the Rice Plant. Tokio, 1960, 179–228.
Tsunoda, S. – în Mineral Nutrition of Rice Plants. Baltimore, 1964.

Vergara, B.S., Chang, T.T. – To Flovering Risponse at the Rice Plant. to Fotoperiod. Los Banos, Filipine, 1985.
Vu, J.C.V. – Plant. Cell environ. 1997, 20, 68–76.
Wada, G. – Bull. Nat. Inst. Agr. Sci. Japan. 1969, 16, 27–167.
Wan, J. ş.a. – Crop Sci. 1997, 37, 1759–1763.
Wang, B. ş.a. – Theor. Appl. Genet. 1995, 91, 1111–1114.
Xinyou, Y., Krapff, M.J. – Ann. Bot. 1966, 77, 215–221.
Xinyou, Y. ş.a. – Ann. Bot. 1996, 77, 203–213.
Yamazaki, K. – Proc. Crop Sci. Soc. Japan. 1960, 28, 262–265.
Yin, K.O. ş.a. – J. Plant. Growth Regul. 1997, 16, 35–41.
Yin, X.Y. ş.a. – Ann. Bot. 1996, 77, 203–213.
Yin, X.Y. ş.a. – Crop Sci. 1997, 37, 182–190.
Yin, X.Y. ş.a. – Crop Sci. 1997, 37, 1787–1794.
Yoshida, S. – Ann. Rev. Plant. Physiol. 1972, 23, 437–464.
Yoshida, S., Ahn, S.B. – Soil Sci. Plant. Nutr. 1968, 14, 153–162.
Yu, S.M. – Plant. Mol. Biol. 1996, 30, 1277–1289.
Zanoschi, V., Toma, C. – Morfologia şi anatomia plantelor de cultură. Bucureşti, 1985.
*** Ann: Report of Intern. Rice Res. Inst. for 1969. Filipine, 1970.

BCU IAŞI CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

Capitolul 4
PISUM SATIVUM L. (MAZĂREA)

Importanţa acestei plante de cultură derivă din faptul că seminţele sunt bogate în proteine (20,7–24,8 %), glucide (55,3–62,0 %) şi substanţe minerale (2,4–3,1 %). Valoarea energetică a seminţelor de mazăre este de 1 517,4 kJ/100 g (Souci, Fackmann şi Kraut, 1981).

4.1. Fiziologia germinării seminţelor

Seminţele de mazăre sunt globuloase şi au diametrul variind între 3,5 şi 9,0 mm. La exterior sunt învelite de tegument, care este neted sau cu suprafaţa încreţită, de culoare galbenă sau verde.

Greutatea medie a seminţelor provenite de la 11 soiuri de mazăre variază între 0,115 g şi 0,272 g, diferenţele dintre acestea fiind foarte semnificative (Ney şi Dumoulin, 1994).

La suprafaţa tegumentului se observă hilul proeminent, cu lungimea de circa 2 mm. În structura tegumentului se disting testa şi tegmenul. Testa reprezintă partea dură a tegumentului şi este alcătuită din celulele alungite şi lignificate ale stratului palisadic şi din celulele îngroşate ale stratului mosor, iar tegmenul este alcătuit din 6–7 straturi de celule aplatizate.

Embrionul situat sub tegumentul seminal este alcătuit din rădăciniţă, tulpiniţă (hipocotil), muguraş şi două cotiledoane voluminoase care reprezintă 90 % din masa seminţei.

Celulele parenchimului de depozitare din cotiledoane conţin granule mari de amidon elipsoidal-reniforme, cu hilul liniar, longitudinal. Aleurona este prezentă atât în celulele parenchimului cotiledonar, cât şi în epiderma cotiledonului. Lipidele sunt mai puţin frecvente în aceste celule.

Sămânţa de mazăre nu are o viabilitate lungă şi aceasta scade marcant în cazul păstrării la temperatură şi umiditate ridicată (Roberts şi Roberts, 1972).

Principalele substanţe de rezervă din cotiledoanele seminţelor de mazăre sunt: amidonul şi globulinele. Dintre globuline, cele mai frecvent întâlnite în seminţele de mazăre sunt: vicilina şi legumina, care sunt depozitate în veziculele proteice (Ashton, 1976).

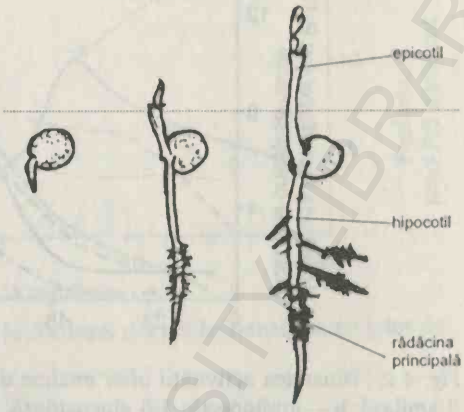

Fig. 4.1. Germinaţia hipogee a seminţelor de mazăre

Creşterea axei hipocotile este relativ redusă şi din această cauză cotiledoanele rămân în sol, în timp ce mugurașul este ridicat la suprafaţa solului datorită creşterii intense a epicotilului (*Fig. 4.1.*).

Germinarea seminţelor de mazăre poate să aibă loc la temperaturi relativ scăzute, cuprinse între 1 şi 2 °C la soiurile pentru cultura mare şi la 3–4 °C la cele pentru grădină (Bîlteanu şi Bîrnaure, 1989).

Pe parcursul procesului de germinare, între seminţe şi soluţia solului are loc un schimb de substanţe. Din seminţe trec în soluţia solului glucide solubile, aminoacizi şi substanţe minerale, datorită faptului că integritatea membranelor plasmatice din celulele seminţelor deshidratate este deteriorată (Simon şi Harun, 1973). Ieşirea acestor substanţe este mai rapidă în prima zi de imbibiţie, pentru ca ulterior aceasta să scadă rapid, datorită refacerii permeabilităţii membranelor plasmatice. Ladonne (1994) consideră că ritmul de ieşire a electroliţilor din celulele seminţelor poate fi utilizat ca un test al vigorii acestora. Astfel, seminţele se imersează în apă distilată timp de 24 ore, după care se măsoară conductibilitatea electrică a apei (*electrolyte leackage*). Cu cât valoarea conductibilităţii electrice este mai mare, cu atât deteriorarea membranelor este mai gravă, iar refacerea structurii lor este mai lentă, indicatori ce au fost corelaţi cu o germinare necorespunzătoare a seminţelor.

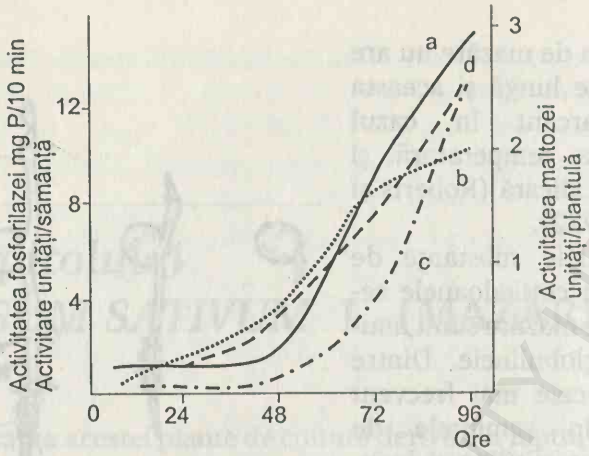

Fig. 4.2. Dinamica activităţii unor enzime din seminţele de mazăre încolţite: a — β-amilază; b — amilopectin-1,6-glucozidază; c — α-amilază; d — fosforilază (Mayer şi Poliakoff, 1982)

Din soluţia solului pătrunde în seminţe apa, care determină procesul de imbibiţie. Pătrunderea apei este determinată de diferenţa mare de potenţial hidric dintre seminţe (–1 000 bari) şi soluţia solului (–0,1...–1,0 bar). Imbibiţia coloizilor din celulele seminţelor are drept consecinţă creşterea volumului acestora, ceea ce generează presiunea de imbibiţie, ce determină ruperea tegumentului şi intensificarea proceselor metabolice din celule. Cea mai evidentă modificare este legată de intensificarea ritmului de biodegradare a substanţelor de rezervă şi implicit a procesului de respiraţie.

Biodegradarea substanţelor de rezervă începe de la periferia seminţei şi evoluează spre interior (Smith şi Flinn, 1967). Biodegradarea substanţelor de rezervă este catalizată de enzime, în principal de amilaze în cazul amidonului şi proteaze în cazul proteinelor. O parte din aceste enzime se găsesc active în seminţele uscate, unele sunt activate în urma procesului de imbibiţie, dar cele mai multe sunt biosintetizate "de novo" (Mayer şi Poljakoff, 1982). Procesul de biosinteză a amilazelor este controlat de gibereline.

În *figura 4.2.* se prezintă modificarea activităţii unor enzime hidrolitice, pe parcursul procesului de germinare a seminţelor de mazăre. Se remarcă creşterea activităţii α-amilazei şi β-amilazei, fosfatazei, amilopectin-1,6-glucozidazei, după 48 de ore de la umectarea seminţelor de mazăre. Activitatea maximă a amilazelor se înregistrează după 5 zile de la umectarea acestora (*Fig. 4.3.*).

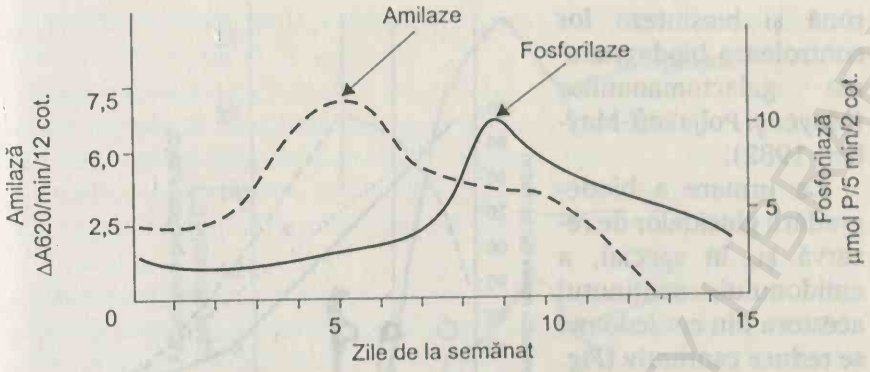

Fig. 4.3. Dinamica activităţii amilazei şi fosforilazei din cotiledoanele seminţelor de mazăre (Juliano şi Varner, 1967)

Swan şi Dekker (1969) consideră că α-amilazele se biosintetizează "de novo", în timp ce β-amilazele sunt activate sau sintetizate. Amilopectin-1,6-glucozidaza nu a fost identificată în seminţele negerminate şi este biosintetizată în timpul procesului de imbibiţie (Mayer şi Shain, 1968).

Amilazele catalizează biodegradarea amidonului conform schemei:

$$\text{Amidon} \xrightarrow{\alpha\text{-amilază}} \text{Oligoglucide solubile} \xrightarrow{\beta\text{-amilază}} \xrightarrow{\beta\text{-amilază}} \text{Maltoză} \xrightarrow{\alpha\text{-glucozidază}} \text{Glucoză}$$

Biodegradarea **amidonului** din seminţele de mazăre soiul *Alaska* este iniţial mai lentă şi se accelerează în intervalul cuprins între ziua a 5-a şi a 6-a după semănat, pentru ca ulterior să scadă în intensitate (Juliano şi Varner, 1969). Compuşii rezultaţi în urma biodegradării, de exemplu dextrinele sau glucoza, nu se acumulează în cotiledon, ceea ce evidenţiază faptul că are loc translocarea rapidă a acestor substanţe spre embrion.

Activitatea fosforilazelor din seminţele de mazăre creşte brusc după 4 zile de la umectarea acestora, determinând biodegradarea fosforolitică a amidonului. În seminţele de mazăre au fost identificate două fosforilaze: I şi II, dintre care fosforilaza I a prezentat o acumulare cantitativă mai rapidă (Matheson şi Richardson, 1976).

Galactomananii din seminţe sunt biodegradaţi numai după ce oligoglucidele existente au fost utilizate. Aceste substanţe sunt descompuse prin acţiunea combinată a α-galactozidazei, β-manozidazei şi endo-β-manozidazei. Aceste enzime se formează în celulele cu aleu-

ronă şi biosinteza lor controlează biodegradarea galactomananilor (Mayer şi Poljakoff-Mayber, 1982).

Ca urmare a biodegradării glucidelor de rezervă şi, în special, a amidonului, conţinutul acestora din cotiledoane se reduce cantitativ (*Fig. 4.4.*). Glucidele solubile rezultate sunt utilizate pentru producerea de energie în procesul de respiraţie, pentru biosinteza unor compuşi plastici implicaţi în procesul de creştere sau pentru producerea substanţelor bioactive. Ca urmare, conţinutul de glucide solubile scade rapid (Bain şi Mercier, 1966).

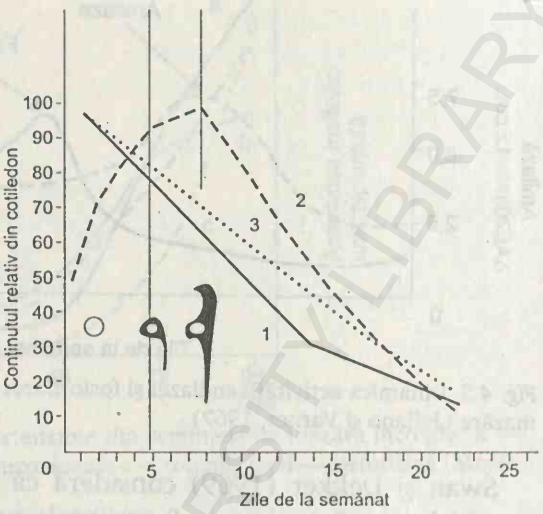

Fig. 4.4. Modificarea conţinutului în amidon (1), glucide solubile (2) şi azot proteic (3), în timpul încolţirii seminţelor de mazăre (Bain şi Mercier, 1966)

Proteinele de rezervă depozitate în veziculele proteice sunt biodegradate pe parcursul procesului de germinare, în prezenţa proteazelor. Aminoacizii rezultaţi trec în citoplasmă, iar membranele acestor vezicule "golite" fuzionează, formând o singură vacuolă mare (Pernollet, 1978).

Mayer şi Poljakoff-Mayber (1982) consideră că biosinteza enzimelor proteolitice nu este controlată hormonal, aşa cum s-a constatat în cazul amilazelor. Aceste enzime se biosintetizează în poliribozomii din citoplasmă şi sunt reprezentate de 2 peptidaze şi 2 proteaze.

Seminţele de mazăre aflate în starea de repaus vegetativ au o activitate redusă a proteinazelor solubile (Basha şi Beevers, 1975). Activitatea acestor enzime creşte de 4 ori în intervalul cuprins între ziua a 5-a şi a 15-a, după imbibiţie (*Fig. 4.5.*), corelat cu diminuarea conţinutului în proteine din cotiledoane (*Fig. 4.6.*).

Biodegradarea timpurie a substanţelor proteice se poate datora prezenţei unei peptidaze în seminţele uscate, care poate degrada polipeptidele , cât şi prezenţei unei endopeptidaze care este biosinteti-

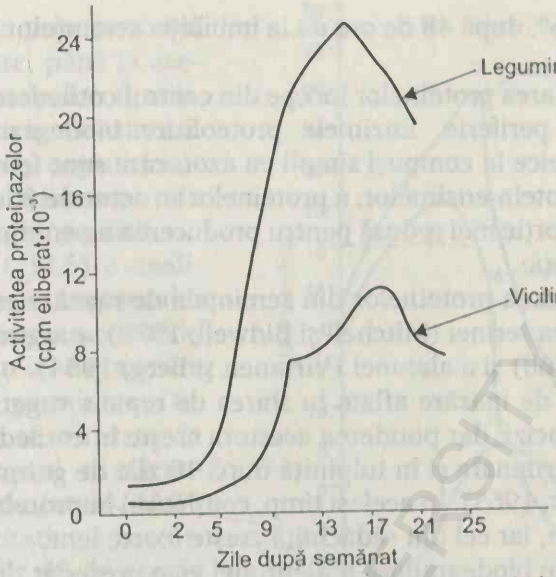

Fig. 4.5. Modificarea capacităţii extractelor cotiledoanelor de a hidroliza legumina şi vicilina (Basha şi Beevers, 1975)

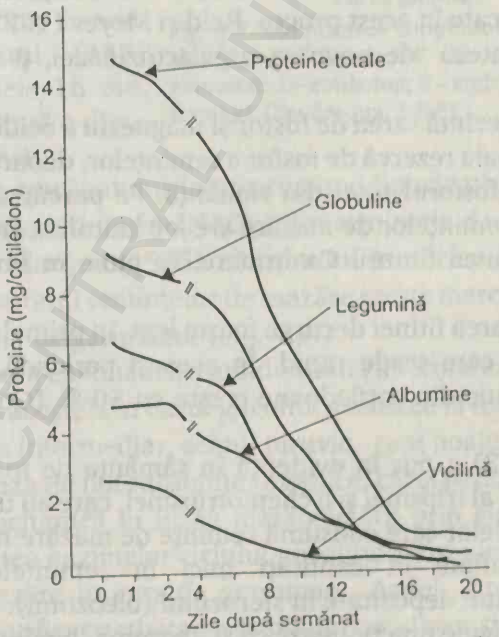

Fig. 4.6. Modificarea conţinutului în diferite fracţiuni proteice din cotiledoanele de mazăre, în timpul germinării (Basha şi Beevers, 1975)

BCU IASI CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

zată "de novo", după 48 de ore de la imbibiţia seminţelor (Nakano şi Asahi, 1973).

Biodegradarea proteinelor începe din centrul cotiledonului şi evoluează spre periferie. Enzimele proteolitice biodegradează substanţele proteice în compuşi simpli cu azot, care sunt folosiţi pentru biosinteza protein-enzimelor, a proteinelor structurale (citoplasmatice) şi în proporţie mai redusă pentru producerea de energie în procesul de respiraţie.

Biodegradarea proteinelor din seminţele de mazăre este însoţită de acumularea serinei (Mitchell şi Bidwell, 1970), a argininei (Jones şi Boulter, 1968) şi a alaninei (Virtanen şi Berg, 1954).

Seminţele de mazăre aflate în starea de repaus vegetativ conţin puţini aminoacizi, dar ponderea acestora creşte în cotiledoane după 2,5 zile de germinare şi în tulpiniţă după 10 zile de germinare (Larson şi Beevers, 1965). În acelaşi timp, conţinutul în proteine din cotiledoane scade, iar cel din rădăciniţă creşte foarte lent.

Procesul de biodegradare a aleuronei este precedat de formarea poliribozomilor şi proliferarea reticulului endoplasmatic rugos, din celulele cu aleuronă, ceea ce indică activarea biosintezei protein-enzimelor implicate în acest proces. Reid şi Meyer (1973) consideră că are loc biosinteza "de novo" a α-galactozidazei, β-manozidazei şi β-mananazei.

Fitina reprezintă sarea de fosfor şi magneziu a acidului fitic şi constituie principala rezervă de fosfor a seminţelor, deoarece conţine circa 80 % din fosforul total din sămânţă. Pe parcursul perioadei de germinare a seminţelor de mazăre are loc hidroliza enzimatică a fitinei, sub acţiunea fitazei. Ca urmare, se pune în libertate fosforul anorganic.

Biodegradarea fitinei decurge foarte lent, în primele 15 zile de imbibiţie, după care scade rapid. În aceeaşi perioadă, conţinutul în fosfat anorganic din cotiledoane creşte cu 50 % (Guardiola şi Sutcliffe, 1972).

Ryan (1973) a pus în evidenţă în sămânţa de mazăre prezenţa unui inhibitor al tripsinei şi a chemotripsinei, care au un efect negativ asupra animalelor care consumă seminţe de mazăre nefierte.

Lipidele aflate în cantităţi mici în seminţele de mazăre (0,4–0,7 %) sunt depozitate în sferozomi (oleozomi). La un moment dat aceste vezicule funcţionează ca şi lizozomii, biodegradând lipidele în compuşi mai simpli: glicerol şi acizi graşi, printr-o reacţie catalizată de lipaze. Acizii graşi sunt biodegradaţi în continuare în

glioxizomi, prin procesul de β-oxidare, până la acetil-CoA, care poate fi utilizată pentru biosinteza altor compuşi organici sau pentru producerea de energie în mitocondrii.

Brown (1965) a analizat dinamica conţinutului în nucleozide şi nucleotide din seminţele de mazăre în curs de germinare. Datele obţinute au scos în evidenţă faptul că adenozin monofosfatul (AMP) scade cantitativ pe parcursul primelor 40 de ore de germinare, adenozin difosfatul (ADP) creşte după 16–40 ore, în timp ce adenozin trifosfatul (ATP) creşte în primele 16 ore, după care prezintă o diminuare cantitativă.

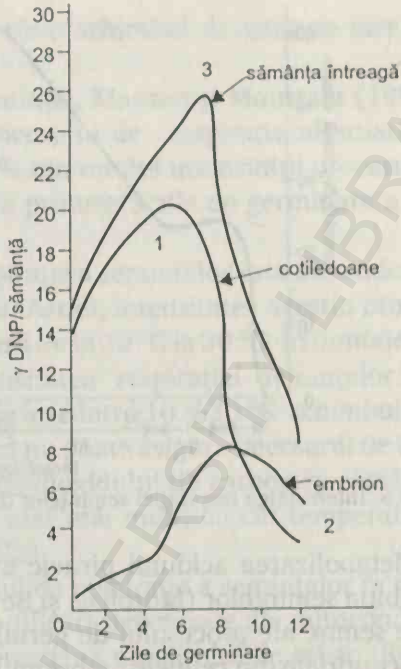

Fig. 4.7. Modificarea conţinutului în piridin nucleotide din seminţele de mazăre puse la germinat: 1 – cotiledon; 2 – embrion; 3 – sămânţă întreagă (Bevilacqua, 1956)

Modificarea conţinutului în nicotinamiddinucleotid (NAD) şi nicotinamiddinucleotid fosfat (NADP) din seminţele de mazăre a fost studiată de Bevilacqua (1955). Conţinutul în nucleotide din cotiledoanele şi embrionul seminţelor de mazăre creşte marcant pe parcursul primelor zile de germinare (*Fig. 4.7.*).

Biodegradarea enzimatică a amidonului cu formarea de glucoză şi biodegradarea acesteia în ciclul glicolitic conduce la formarea principalului compus intermediar, acidul piruvic, care poate fi utilizat atât pentru biosinteza de noi substanţe organice, cât şi pentru producerea de energie biochimică în urma metabolizării prin ciclul respirator Krebs. Activitatea enzimelor ciclului glicolitic a fost identificată în seminţele de mazăre în curs de germinare. Astfel, Turner şi Turner (1975) au identificat activitatea fosfoglucomutazei şi fosfofructokinazei, iar Turner ş.a. (1965) au identificat activitatea triozoizomerazei.

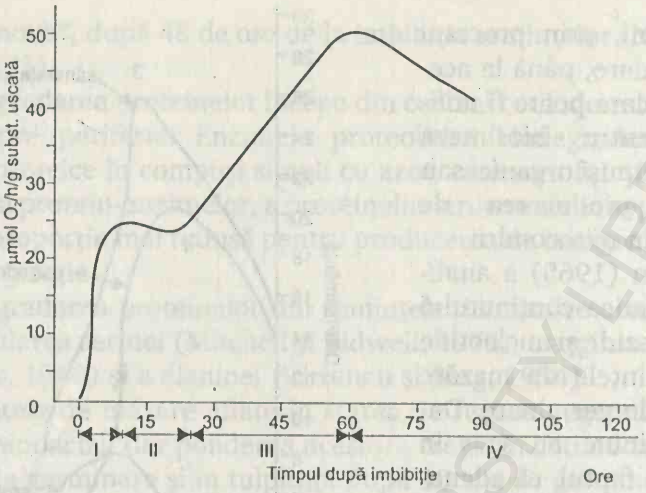

Fig. 4.8. Intensitatea respiraţiei seminţelor de mazăre cv. Rondo (Holloffel, 1967)

Metabolizarea acidului piruvic în mitocondrii este stimulată de imbibiţia seminţelor (Morohaşi şi Bewley, 1980). Încă înainte ca primele semne ale procesului de germinare să devină vizibile, cristele mitocondriale din celulele embrionului devin mai bine definite (Yoo, 1970). Intensitatea procesului de respiraţie a seminţelor de mazăre creşte pe parcursul procesului de germinare (*Fig. 4.8.*). În prima etapă, care corespunde cu procesul de imbibiţie, are loc intensificarea bruscă a procesului de respiraţie. În continuare, cantitatea de oxigen care penetrează prin tegumentul seminal este inferioară necesităţilor celulelor din seminţele imbibate. Aceasta determină realizarea unei faze de anaerobioză, în timpul căreia intensitatea procesului de respiraţie scade. Cea de a treia fază începe din momentul în care are loc ruperea tegumentului seminal. Pătrunderea oxigenului în seminţe determină intensificarea procesului de respiraţie. În ultima fază, cea de a 4-a, intensitatea procesului de respiraţie scade, probabil ca urmare a trecerii celulelor din cotiledoane la faza de senescenţă.

Rezistenţa tegumentului la difuzia oxigenului creează condiţii de anaerobioză în etapa a 2-a a respiraţiei. Biodegradarea glucidelor pe cale anaerobă determină formarea şi acumularea alcoolului etilic şi a acidului lactic (Leblova ş.a., 1969).

Cătul respirator, care iniţial are valoarea 2, creşte în primele 12 ore de germinare, în continuare se stabilizează după circa 15 ore la o valoare apropiată de 3, pentru ca apoi să scadă lent la valori mai mici de 1. Stabilizarea cătului respirator corespunde cu perioada de

rupere a tegumentului seminal, când schimbul de gaze se face cu uşurinţă.

După 3 zile de la imbibiţia seminţei, Mapson şi Moustafa (1957) au pus în evidenţă existenţa procesului de respiraţie alternativă. Aceasta poate reprezenta 20–25 % din totalul intensităţii procesului de respiraţie şi este funcţională în primele 3 zile de germinare a seminţelor.

Intensitatea procesului de respiraţie a seminţelor este dependentă de temperatura mediului ambiant. Astfel, intensitatea acestui proces sporeşte prin creşterea temperaturii de la 10 °C la 30 °C. În limitele de temperatură de 0–10 °C, intensitatea respiraţiei seminţelor de mazăre creşte lent. În limitele cuprinse între 10 şi 30 °C schimbul redus de gaze prin tegumentul intact nu poate asigura necesarul de oxigen pentru respiraţie. Acumularea dioxidului de carbon în sămânţă inhibă procesul de respiraţie cu atât mai mult, cu cât temperatura este mai ridicată (Fernandes, 1923).

Creşterea intensităţii procesului de respiraţie a seminţelor în curs de germinare este însoţită de modificări structurale ale mitocondriilor care constau în principal în creşterea numărului de criste (Solomons ş.a., 1972). Concomitent au loc şi modificări biochimice. Astfel, cantitatea de proteine acumulată în mitocondriile celulelor din cotiledoanele seminţelor de mazăre creşte cantitativ după 3–18 ore de la imbibiţie.

Modificarea însuşirilor fiziologice ale mitocondriilor poate fi cauzată de schimbările în compoziţia lipidelor din membranele acestor organite, schimbări care conduc la modificarea permeabilităţii acestora (Mayer şi Poljakoff, 1982).

Sămânţa uscată de mazăre este deficientă în citocrom C şi nu are un control al fosforilărilor şi al oxidărilor. După imbibiţia seminţelor, controlul respirator şi conţinutul în citocrom C devine normal (Wilson şi Bonner, 1971).

Determinările efectuate de Kolloffel şi Sluys (1970) au evidenţiat modificarea controlului respirator în primele 18 ore de germinare a seminţelor de mazăre. Astfel, controlul respirator (P/O) creşte de la 1,3 la 2,1, când substratul a fost malat, şi de la 1,3 la 3,3, pentru substratul α-cetoglutarat.

Intensificarea activităţii mitocondriale este pusă în evidenţă şi de sporirea activităţii enzimelor ciclului Krebs: succinatdehidrogenaza, fumaratdehidratază şi aconitathidratază (Kolloffel şi Sluys, 1970).

Din cele prezentate rezultă că în seminţele care germinează, cele mai importante cicluri biochimice sunt: glicoliza, ciclul Krebs şi ciclul pentozofosfat. Aceste cicluri sunt responsabile de producerea de energie biochimică care se înmagazinează în moleculele de ATP şi de compuşi intermediari, care sunt utilizaţi în procesele de biosinteză.

Germinarea seminţelor şi creşterea plantulelor este influenţată în mod determinant de prezenţa hormonilor. Giberelinele sunt biosintetizate în cotiledoane, de unde sunt transportate spre tulpiniţa embrionului (Barendse ş.a., 1968). Jones şi Stoddard (1977) consideră că stadiul actual al cunoştinţelor nu poate confirma rolul prioritar al giberelinelor în procesul de germinare, dar se apreciază că acestea pot afecta procesele metabolice legate de formarea membranelor plasmatice (Mayer şi Shain, 1974) şi pot fi implicate în formarea poliribozomilor şi în sinteza amilazelor.

În timpul procesului de germinare citochininele pot fi convertite din forme insolubile, în forme solubile, printr-un mecanism care încă nu este cunoscut (Van Staden, 1973). Aceşti hormoni stimulează diviziunea celulelor embrionului şi se presupune că acţionează în controlul metabolismului acizilor nucleici, la nivel translaţional (Thomas, 1977).

Rolul metabolic al acidului abscisic este încă neclar, dar cercetările efectuate de Khan şi Heit (1969) au precizat influenţa inhibitoare a acidului abscisic asupra încorporării fosforului marcat (^{32}P) în fracţiunile de acizi nucleici din embrion.

4.2. Fiziologia creşterii plantei de mazăre

Germinarea seminţelor de mazăre se consideră încheiată în momentul în care rădăciniţa embrionului străbate pericarpul seminţelor, pătrunzând în sol (din punct de vedere fiziologic), sau când plantula ajunge la suprafaţa solului (din punct de vedere agronomic).

În condiţii normale de mediu, ritmul de răsărit al plantulelor nu este afectat de calibrul seminţelor.

Creşterea plantulelor de mazăre se realizează ca urmare a diviziunii celulelor din meristemele primare şi secundare, precum şi în urma extensiei celulelor nou formate. Extensia celulelor din plantulele de mazăre se realizează cu participarea auxinelor şi a giberelinelor.

Principala giberelină care reglează extensia celulelor din plantulele de mazăre este GA1 care se formează prin β-hidroxilarea lui GA20.

Această etapă este controlată de locusul Le, iar mutaţiile produse în acest locus determină piticirea plantelor. Procesul de transcripţie are loc în rădăcini, frunze şi în seminţele în curs de dezvoltare (Martin ş.a., 1992).

Ciclul de vegetaţie a mazării poate fi divizat, după " Techniques agricoles" (1990), în patru perioade:

- perioada cuprinsă între răsărit şi începutul înfloritului, în care se formează organele vegetative;
- perioada cuprinsă între începutul înfloritului şi faza limită de avortare;
- perioada cuprinsă între faza limită de avortare şi faza în care păstaia de la ultimul etaj florifer conţine o sămânţă cu diametrul mai mare de 6 mm;
- perioada cuprinsă între faza în care păstaia de la ultimul etaj florifer conţine o sămânţă cu diametrul mai mare de 6 mm şi maturitatea fiziologică. În această perioadă are loc umplerea seminţelor.

Creşterea rădăcinii embrionare este foarte intensă, imediat după penetrarea acesteia în sol. Aceasta dovedeşte că o mare parte din substanţele de rezervă din cotiledoane sunt dirijate spre rădăcină. În continuare aceasta are perioade de creştere intensă şi perioade de creştere lentă. Creşterea intensă a rădăcinii corespunde cu iniţierea primordiilor florale, după care urmează un declin, înainte de înflorire (Salter şi Drew, 1965). Rădăcina principală este pivotantă şi are lungimea de circa 120 cm, lungime ce variază în funcţie de soi. De o parte şi de alta a acesteia se formează rădăcini laterale, foarte ramificate, care se extind pe o rază de 30–50 cm.

Tricot-Pellerin ş.a. (1994) au constatat că la temperatura de 18 °C viteza de creştere a rădăcinii variază în funcţie de faza de vegetaţie. Astfel, în perioada cuprinsă între:

- imbibiţie şi formarea primelor 4 frunze, viteza de creştere a rădăcinii este de 2,2 cm/zi;
- în perioada existenţei a 4–6 frunze viteza de creştere a rădăcinii tinde spre zero, lungimea rădăcinii principale este de circa 33–35 cm, iar substanţele de rezervă din sămânţă sunt epuizate aproape în totalitate;
- în perioada când planta are 6–11 frunze, viteza de creştere a rădăcinii se măreşte ajungând la 1,1 cm/zi;
- la începutul fazei de 11 frunze, tulpina principală ajunge să realizeze lungimea maximă de circa 44 cm.

Creşterea rădăcinii este mai intensă la soiurile cu talie înaltă şi mai puţin intensă la cele cu talie mică şi este influenţată de temperatura solului. Tricot-Pellerin ş.a. (1994) au constatat că viteza acestui proces este o funcţie a sumei cumulate a temperaturilor rădăcinii, cu baza 2,5 °C.

Rădăcinile laterale de ordinul I nu se formează la baza rădăcinii principale pe o lungime de 0,3 cm şi în zona apicală. Creşterea rădăcinilor laterale de ordinul I este nulă în perioada când plantele au 4–6 frunze, când se trece de la nutriţia heterotrofă la cea autotrofă. Numărul rădăcinilor secundare este mai redus între 14 şi 24 cm de la baza rădăcinii.

Membranele plasmatice ale perişorilor absorbanţi sunt asociate cu molecule de glicoproteine, lectine, care sunt implicate în procesul de recunoaştere dintre bacterii şi rădăcinile cu care vor forma bacteriorizele.

Creşterea rădăcinii este influenţată atât de gradul de aprovizionare cu substanţe minerale şi apă din sol, cât şi de prezenţa micorizelor şi a bacteriorizelor.

Pe rădăcinile plantelor de mazăre se formează **micorize** arbusculare-veziculare, iar ca rezultat al colonizării, rădăcinile plantelor sintetizează proteine, aminoacizi, lipide şi metaboliţi secundari. Formarea simbiozei modifică compoziţia proteinelor şi a lipidelor din seminţe. Micorizele stimulează absorbţia fosforului, iar conţinutul acestuia a fost corelat cu conţinutul în lipide şi proteine din seminţe (Bethlenfalvay ş.a., 1994).

Bacteriile din specia *Rhizobium leguminosarum* (*biovar viceae*) formează la nivelul rădăcinilor bacteriorize (Dexon, 1964). Din acest punct de vedere, există soiuri nodulate, care formează asemenea bacteriorize, şi soiuri nenodulate. Bacteriorizele se formează mai ales pe rădăcina principală şi pe rădăcinile de ordinul I. Ele au un meristem apical persistent şi un sistem vascular ce permite legătura între vasele rădăcinii şi ale meristemului. Iniţierea bacteriorizelor diminuează viteza de creştere a rădăcinilor şi a dimensiunilor acestora, comparativ cu rădăcinile plantelor fără nodozităţi (Oghoghone, 1971). Primele bacteriorize sunt vizibile în faza de 2 frunze, iar formarea lor continuă pe toată perioada de vegetaţie, având un maximum înainte de începutul înfloririi (Pate, 1958).

Formarea bacteriorizelor este stimulată de existenţa unui conţinut de azot din sol mai mic de 2 mmol (Silsbury, 1990), temperatura solului sub 30 °C (Gibson, 1971) şi cea a aerului peste 15 °C (Gibson,

1971). Pragul de temperatură pentru procesul de nodulare este de 6 °C. Sub acest prag nodularea nu are loc sau este mult întârziată. Auxinele şi citochininele stimulează diviziunea celulelor corticale, care dau naştere bacteriorizelor. Badenoch Jones ş.a. (1974) au constatat că după 14 zile de la formarea bacteriorizelor concentraţia în citochinine scade, iar după 35 de zile prezenţa acestor substanţe hormonale nu a putut fi identificată.

Zeatina aplicată la nivelul rădăcinilor a fost identificată în proporţie de 70 % în bacteriorize, 15 % în rădăcini şi 15 % în tulpini. La scurt timp de la aplicare, zeatina este biodegradată cu formarea de metaboliţi.

Bhuvaneswari ş.a. (1981) au constatat existenţa unui control al procesului de nodulare, care se referă la numărul acestora, cât şi la mărimea lor. Controlul se poate realiza prin semnalele moleculare produse de plantă şi printr-un mecanism de reglare de origine trofică.

Formarea bacteriorizelor este influenţată negativ de pH-ul scăzut (Lie, 1969), intensitatea luminoasă scăzută (Diener, 1950), temperaturile extreme (Lie, 1971), de prezenţa Ethrelului (Drennan şi Norton, 1972), a ureei (Cartwight şi Snow, 1962) şi de alte substanţe utilizate pentru tratarea plantelor.

Tasarea solului are efect evident asupra modificării repartiţiei nodozităţilor pe rădăcinile plantelor de mazăre.

Umbrirea a determinat reducerea cu 54 % a numărului nodozităţilor şi cu 37 % a masei acestora, comparativ cu varianta-martor (Tricot-Pellerin ş.a., 1994), probabil, datorită corelaţiei existente între acest factor şi nutriţia cu carbon. Referitor la nutriţia cu carbon, aceiaşi autori au constatat că numărul, densitatea şi repartiţia nodozităţilor nu sunt afectate de nutriţia cu carbon, în perioada de heterotrofie. În perioada de autotrofie însă nutriţia deficitară cu carbon determină reducerea biomasei individuale a nodozităţilor de pe tulpina principală. În cazul tulpinilor laterale, creşterea nodozităţilor este oprită în cazul umbririi plantelor, care determină o nutriţie deficitară cu carbon (Kosslack şi Bohlool, 1984).

Nodozităţile reprezintă la începutul fazei de vegetaţie principalul situs de aprovizionare cu asimilate, pentru ca în perioada cuprinsă între începutul înfloririi şi sfârşitul fazei de avortare aprovizionarea nodozităţilor cu asimilate să aibă o scădere de 60 % (Lawrie şi Wheeler, 1974). Azotul molecular, fixat pe cale simbiotică, poate să reprezinte, după Pate (1975), până la 80 % din azotul metabolizat de o plantă de mazăre, într-un ciclu de vegetaţie, procent ce poate varia în

funcţie de soi şi de condiţiile agropedoclimatice. Cantitatea da azot molecular fixat în bacteriorizele de pe rădăcinile plantelor de mazăre variază între 50 şi 500 kg N/ha/an, cu o medie de 150 kg N/ha/an (Werner, 1992). După Tricot-Pellerin (1994), cantitatea de azot fixată într-o perioadă de vegetaţie de bacteriorizele de pe rădăcinile de mazăre poate să varieze între 150 şi 300 kg/ha.

Procesul de infecţie durează 9,5 zile la temperatura de 18 °C şi 10,6 zile la 12 °C, iar apariţia nodozităţilor pe rădăcina principală are loc după 18 zile la temperatura de 18 °C şi 28 zile la temperatura de 12 °C (Tricot-Pellerin ş.a., 1994).

În cazul rădăcinilor laterale, nodularea nu are loc în perioada de încetare a creşterii rădăcinii. Ca urmare, nodozităţile au putut fi identificate numai pe rădăcinile laterale de ordinul I, situate la 0–12 cm şi 30–40 cm de la baza tulpinii. Distanţa dintre nodozităţi este foarte mică , până la 0,2 cm.

Guinel şi La Rue (1991) au observat că mazărea din soiul *Sparkle* formează nodozităţi mici pe rădăcinile laterale, la 2,5 cm de rădăcina principală, iar formarea acestora se desfăşoară în condiţii mai bune la temperatura de 12 °C, comparativ cu cea de 20–23 °C.

Mazărea este considerată o specie care în general nu are probleme privind nutriţia cu azot. Azotul fixat de bacteriile din nodozităţi, împreună cu cel absorbit din sol, este suficient pentru a asigura creşterea plantei şi o producţie corespunzătoare. Dore (1994) consideră însă că factorii pedoclimatici pot perturba funcţionarea bacteriorizei, ceea ce poate conduce la limitarea randamentului. Aplicarea îngrăşămintelor azotate şi deci creşterea proporţiei de azot din sol inhibă formarea bacteriorizelor şi fixarea simbiotică a azotului (Ohoghorie şi Pate, 1971), iar conţinutul redus de azot organic din sol (30–60 ppm) stimulează fixarea azotului molecular din aerul din sol (Ohoghorie, 1971).

Aminoacizii şi amidele rezultate în urma fixării simbiotice a azotului sunt exportate din rădăcini spre organele aeriene. Este interesant de cunoscut care este cantitatea de azot fixată din atmosferă, pe parcursul perioadei de vegetaţie, care poate fi apreciată pe baza determinării activităţii nitrogenazei. În acest scop se utilizează acetilena, care este redusă la etilenă de nitrogenaza din bacteriile genului *Rhizobium*, iar aceasta este determinată prin cromatografie în fază gazoasă (Hardy ş.a., 1971).

Larue şi Patterson (1981) au constatat că între activitatea de reducere a azotului molecular şi masa nodozităţilor există o corelaţie di-

rectă. Cu cât masa nodozităţilor este mai mare, cu atât mai mare este şi cantitatea de azot molecular redus.

Azotul metabolizat în perioada cuprinsă între răsăritul plantulelor şi începutul înfloritului reprezintă 40 % din azotul acumulat pe parcursul perioadei de vegetaţie, influenţând nivelul de ramificare, înălţimea ramificaţiilor, numărul de etaje reproducătoare şi numărul de seminţe dintr-o păstaie. Sparrow ş.a. (1995) au constatat că bacteriile din nodozităţile plantelor de fasole pot fixa anual, în zonele subarctice, 121 kg N/ha.

Funcţionarea bacteriorizelor şi în consecinţă cantitatea de azot molecular redusă este dependentă de factorii mediului ambiant. Sprent ş.a. (1988) au constatat că, în afara limitelor optime de temperatură (15–25 °C), eficacitatea acestui proces se reduce. Rezultate similare au obţinut Crozat ş.a. (1991), în cazul stresului hidric. Aprovizionarea deficitară a bacteriorizelor cu compuşi organici fotosintetizaţi reprezintă un alt factor important ce influenţează eficacitatea procesului de reducere a azotului în nodozităţi (Pate, 1977). Ca urmare, rezultă că acest proces este dependent de toţi factorii care influenţează fotosinteza şi distribuţia fotosintetizatelor în plante.

Substanţele minerale se acumulează în cantitate mai mare în zona apicală a rădăcinii (Pate, 1973). În această zonă se acumulează ionii PO_4^- (Canning şi Kramer, 1958), NO_3^- şi NH_4^+ (Grasmains şi Barley, 1969). De asemenea, borul are rol în nodulare (Mulder, 1948), molibdenul este component al nitratreductazei şi nitritreductazei (Mulder ş.a., 1959), calciul are rol în creşterea rădăcinii (Sorokin şi Sommer, 1940), iar fosforul participă la transportul energiei biochimice sub formă de ATP.

Procesele fiziologice şi biochimice care au loc în nodozităţi sunt relativ complexe. Bacteriile fixează azotul molecular, pe care îl reduc la azot amoniacal.

$$N_2 + 8NADPH + H^+ + 8e^- \xrightarrow[16ATP]{\text{Nitrogenază}} 2NH_3 + H_2 + 8NADP^+$$

În acelaşi timp, frunzele furnizează glucidele necesare pentru nutriţia bacteriilor şi pentru formarea cetoacizilor care prin aminare formează aminoacizii şi amidele, conform schemei:

$$NH_3 + \text{cetoglutarat} + NADPH + H^+ \longleftrightarrow \text{glutamat} + NADP^+ + H_2O$$

$$\text{Glutamat} + ATP + NH_3 \xrightarrow{\text{glutamat sintetază}} \text{glutamină} + ADP + Pa$$

Glutamină+cetoglutarat + NADPH + H^+ – – – glutamat sintetază

——→ 2 glutamat + $NADP^+$

Aminoacizii pot fi utilizaţi în rădăcini pentru sinteza proteinelor sau atât aminoacizii, cât şi amidele pot fi transportate în celelalte organe ale plantelor.

Azotul nitric absorbit din sol este redus la azot amoniacal, în prezenţa nitrat- şi nitritreductazei, conform schemei:

NO_3^- – – – nitratreductază→ NO_2^- – – – nitritreductază→ NH_3

$NADH + H^+$ NADH 6 feredoxină redusă 6 feredoxină oxidată

În cazul unei fertilizări reduse cu azot amoniacal acest proces are loc în rădăcină, dar în condiţiile unei fertilizări abundente, fixarea azotului molecular în nodozităţi este mult diminuată, iar reducerea nitraţilor are loc atât în rădăcină, cât şi în frunze.

În lipsa azotului din sol, în parenchimul cortical al rădăcinilor se produce alterarea ultrastructurii parenchimului cortical: matricea mitocondrială devine laxă, numărul de criste scade şi se formează vezicule mari la periferia reticulului endoplasmatic (Melikova şi Gulieva, 1979). Toate aceste modificări dereglează absorbţia substanţelor prin rădăcină.

Activitatea enzimelor implicate în metabolizarea azotului nitric în plantele de mazăre: nitratreductaza, glutaminsintetaza şi glutamatdehidrogenaza este influenţată de factori interni şi externi. Conţinutul în glucide se pare că este cel mai important factor intern, iar conţinutul soluţiei solului în săruri de amoniu este un important factor extern (Sahulka, 1979).

Scăderea potenţialului hidric de la –0,29 MPa la –2,03 MPa a determinat reducerea conţinutului în leghemoglobină din nodozităţi cu 30 %, a acidului ascorbic cu 59 %, precum şi a proteinelor totale solubile. Activitatea enzimatică a scăzut cu 25 % în cazul catalazei, cu 18 % în cazul peroxidazei, cu 15 % în cazul dehidroascorbat reductazei, cu 31 % în cazul glutation reductazei şi cu 30 % în cazul superoxiddismutazei (Gogorcena ş.a., 1995).

Nutriţia minerală poate stimula sau inhiba creşterea rădăcinii. Matsumoto ş.a. (1979) au precizat că aluminiul absorbit de rădăcini-

le de mazăre se depozitează în nuclee şi în pereţii celulari. Aluminiul, din nucleu se asociază cu fosforul din ADN, determinând stabilizarea dublei spirale şi represează totodată activitatea cromatinei de sinteză a ARN-ului în celulele rădăcinilor.

Carenţa de bor determină modificări ultrastructurale în celulele din rădăcinile de mazăre. Nucleele au dimensiunile de 2,5 ori mai mici comparativ cu martorul, structura membranelor este deteriorată, cromatina este condensată, mitocondriile au cristele de dimensiuni mari, dar producerea de energie este mai scăzută, iar complexul Golgi este înconjurat de numeroase vezicule şi are o activitate intensă (Ignatov ş.a., 1984).

Carenţa de fier produce modificări ultrastructurale asemănătoare cu cele produse de carenţa de bor. Membrana nucleară prezintă ivaginări, cromatina este condensată, nucleolul este mic şi conţine zone electron dense. Mitocondriile au un număr mai mic de criste şi prezintă zone electron transparente, ceea ce indică o reducere a activităţii. Complexul Golgi are structura alterată, iar veziculele golgiene de dimensiuni mari rămân prinse de dictiozomi (Doncheva ş.a., 1984).

Transportul cuprului în celulele rădăcinii este un transport activ şi se realizează cu participarea unei ATP-aze. Cele mai mari cantităţi de cupru au fost identificate în fracţiunile supernatante, ceea ce ar putea indica faptul că acest element se leagă de complexe proteice cu greutate moleculară mică (Babalakova şi Kudriev, 1984).

În cromoplastele şi leucoplastele din seminţele în curs de germinare, cât şi în rădăcinile plantelor de mazăre are loc biosinteza acizilor graşi. În rădăcinile plantelor de mazăre în vârstă de 7 zile ritmul de biosinteză a acizilor graşi a fost de 82 nmol/h/mg proteină. Principalii acizi graşi sintetizaţi au fost: acidul oleic (52 %), acidul palmitic (39 %) şi acidul stearic (9 %). Proporţia acestor acizi a variat în funcţie de condiţiile de mediu. Xue ş.a. (1997) au constatat că plastidele din rădăcină pot sintetiza: monogalactozilglicerol, triacilglicerol, fosfatidilcolină, diacilglicerol şi digalactozildiacilglicerol.

Tulpina mazării este fistuloasă, ramificată, cu lungimea de 25–250 cm şi poate fi erectă, agăţătoare sau târâtoare. Tulpina este alcătuită din segmente identice, fitomere, de vârste diferite, cele situate în vârful plantei fiind mai tinere comparativ cu cele bazale. Fiecare fitomer este alcătuit dintr-o frunză, un mugur axilar şi un internod. Mugurul axilar poate da naştere unei ramificaţii pe care se găsesc inflorescenţe formate din două flori.

Numărul de fitomere variază între 9 şi 30, în funcţie de soi. Primele 4–6 fitomere se formează în timpul germinării seminţei, iar restul se formează până la înflorire. Lecceur şi Turc (1994) consideră că există o mare stabilitate în ritmul de formare a fitomerelor, ritmicitate care este dată de funcţionarea meristemelor.

Mugurul apical cuprinde meristemul apical şi numeroase primordii foliare. Pe parcursul formării primordiilor foliare se observă aplecarea meristemului cu 15° în direcţie opusă faţă de ultima frunză formată (Nougarede şi Rondet, 1973), ca urmare a modificării axei de diviziune şi a extensiei celulare. Aceasta determină dispunerea frunzelor pe tulpină în zigzag.

Perioada de creştere intensă a plantelor de mazăre corespunde cu înflorirea plantelor. Şocurile termice de câteva zile nu au efect semnificativ asupra procesului de creştere a plantelor de mazăre (Jeuffroi ş.a., 1990). Şocurile termice cu durată mai mare au însă un efect inhibitor asupra procesului de creştere şi asupra iniţierii organelor de reproducere, ceea ce determină diminuarea numărului de păstăi. Aprovizionarea corespunzătoare cu azot în perioada de la răsărit la înflorit este esenţială pentru creşterea plantei de mazăre. În această perioadă se metabolizează aproximativ 40 % din azotul acumulat în timpul unei perioade de vegetaţie, ceea ce condiţionează numărul de ramificaţii, numărul de etaje, cât şi numărul de seminţe dintr-o păstaie (Tricot-Pellerin ş.a., 1994).

Dore (1994) a constatat că numărul de ramificaţii mai mari de 5 mm de pe o plantă variază în medie între 1,7 şi 2,7, în perioada până la începutul înfloritului. Între numărul acestor ramificaţii şi numărul ramificaţiilor fructifere din perioada de maturitate există o corelaţie directă. Nutriţia abundentă cu azot influenţează pozitiv numărul de ramificaţii de la începutul perioadei de înflorire şi negativ numărul de ramificaţii florifere. Deficitul de azot prelungit sau la începutul perioadei de înflorire determină formarea unui număr redus de noduri reproducătoare, ca rezultat al opririi precoce a procesului de creştere (Dution şi Sagan, 1994).

Mazărea este o specie cu exigenţe ridicate în ceea ce priveşte nutriţia cu fosfor. Cercetările efectuate de Morel şi Ney (1994) au stabilit că dozele crescânde de fosfor (până la 0,8 mg P/l) au stimulat creşterea biomasei totale determinată la începutul umplerii semințelor, cât şi a raportului biomasă aeriană/biomasă radiculară.

Creşterea ramificaţiilor variază în funcţie de soi şi este reglată de dominanţa apicală a mugurului apical. Diminuarea numărului de ra-

mificaţii poate fi determinată şi de creşterea densităţii plantelor (Hedley şi Ambrose, 1981), ceea ce determină creşterea concurenţei pentru lumină a plantelor. Înlăturarea dominanţei apicale se poate realiza prin expunerea timp de 2–3 zile a plantelor în faza de 3 frunze la temperaturi cuprinse între 5 şi 7 °C (Husain şi Linck, 1967).

Temperaturile coborâte (Stanfield ş.a., 1966), stresul hidric (McIntire, 1971) şi scăderea temperaturii apexului (Husain şi Linck, 1967) stimulează creşterile laterale ale tulpinii. Aceste creşteri laterale sunt inhibate după formarea primului fruct, deoarece se modifică circulaţia asimilatelor.

Înlăturarea unei tulpini sau reducerea vigorii ei are efect corelativ, determinând creşterea mai viguroasă a altei tulpini, care are efect inhibitor asupra creşterii tulpinilor-surori (Lovell, 1969).

Căderea plantulelor de mazăre pe sol stimulează procesul de gravitropism, care determină o creştere diferenţiată a celulelor situate în apropierea solului şi de pe partea opusă a tulpinii, din zona de extensie celulară şi reluarea poziţiei erecte. Tanada şi Vinten-Johansen (1980) consideră că distribuţia inegală a auxinelor şi deci creşterile inegale ale celulelor se datorează modificării potenţialului bioelectric.

Iamagawa ş.a. (1991) au determinat o scădere a potenţialului bioelectric în celulele de pe partea superioară a tulpinii şi o creştere pe cea inferioară, după o oră de la aşezarea în poziţie orizontală a tulpinii. Asimetria potenţialului bioelectric determină, probabil, asimetria distribuţiei auxinei, a transportului protonilor şi a creşterii diferenţiate a celulelor de pe cele două părţi ale tulpinii.

Creşterea plantelor de mazăre începe la temperatura de 4–5 °C, ulterior cerinţele cresc la 14–15 °C, pentru a ajunge în perioada de fructificare la 18–20 °C (Bîlteanu şi Bîrnaure, 1989).

Frunzele iau naştere din primordiile foliare, care se formează din inelul lateral al meristemului apical. Plastrocronul reprezintă timpul dintre iniţierea a două primordii foliare. Gould ş.a. (1994) au constatat că pentru diferenţierea completă a unei frunze compuse de mazăre sunt necesare 4 plastrocroane. Lecceur şi Turc (1994) au precizat că pentru acest proces sunt necesare 5 plastrocroane, ceea ce corespunde, după Lecoecur (1994), cu circa 600 grade-zile. Bernard şi Neville (citaţi de Burs şi Barthou, 1981) au constatat că ritmul de formare a frunzelor încetineşte o dată cu înaintarea în vârstă a plantelor de mazăre.

Filoterma, care reprezintă ritmul de apariţie a frunzelor, variază între 42° zi la soiul *Celeste*, care este un soi precoce, şi 55° zi la soiul *Solara*.

Viteza de apariţie a frunzelor la 11 soiuri de mazăre prezintă diferenţe nesemnificative (Ney şi Dumoulin, 1994). Aceasta variază liniar cu temperatura medie, plecând de la temperatura de bază de 2 °C (Truong şi Duthion, 1993).

Frunzele de la nodul epicotilului şi de la primul nod tulpinal sunt mici şi trifoliate. Celelalte frunze sunt alterne, lung peţiolate, compuse din 2–3 perechi de foliole şi terminate cu un cârcel rezultat din metamorfoza ultimei foliole. La baza fiecărei frunze se găsesc două stipele mari, care se formează în ultimele trei plastrocroane care preced formarea frunzei mature.

Frunzele de mazăre au un tip fotosintetic C_3, cu un maximum de activitate fotosintetică în perioada când au realizat dimensiunea maximă, după care aceasta scade rapid (Smillie, 1962). În timp ce fotosinteza scade în frunzele de la baza plantei, în cele din vârful plantei se realizează valoarea maximă a acestui proces. Fotosinteza se menţine la valori ridicate circa 30 de zile (Flinn şi Pate, 1970).

Fotosinteza netă variază între 0,25 şi 0,69 mg $CO_2/m^2/s$ la două zile după formarea frunzelor, realizează un maximum de 0,65–1,36 mg $CO_2/m^2/s$ şi scade după 70 de zile (Bethlenfalvay şi Phyllips, 1977). După Flinn (1974), plantele de mazăre au mai multe maximumuri ale fotosintezei nete, care corespund cu formarea frunzei, înflorirea şi creşterea păstăilor.

Concomitent cu diminuarea intensităţii procesului de fotosinteză are loc şi biodegradarea pigmenţilor clorofilieni din frunze. Ritmul de diminuare a fotosintezei este însă mai rapid comparativ cu procesul de biodegradare a clorofilei.

La concentraţia de dioxid de carbon din atmosferă şi la intensitatea luminoasă de saturaţie (17,6 klx), rata maximă a fotosintezei se realizează în limitele de temperatură de 25–35 °C (Hellmuth, 1971). Punctul de compensaţie la dioxidul de carbon este relativ ridicat (70 ppm, la 27 °C şi 17,6 klx). Valoarea punctului de compensare pentru dioxidul de carbon, determinat la frunza a treia (217 mg/m^2), scade în primele 25 de zile de la formarea frunzelor (109 mg CO_2/m^2), după care se constată o nouă creştere până la 290 mg CO_2/m^2 (Bethlenfalvy şi Phyllips, 1977).

Creşterea concentraţiei de dioxid de carbon din atmosferă până la 2000 ppm a determinat intensificarea procesului de fotosinteză, a

greutăţii proaspete şi uscate a plantelor şi diminuarea conţinutului frunzelor în pigmenţi clorofilieni şi carotenoizi (Dilova, 1984). Aplicarea fertilizărilor cu azot, concomitent cu sporirea concentraţiei de dioxid de carbon, a intensificat procesul de fotosinteză şi acumularea substanţei uscate.

În timpul perioadei ce precede înflorirea, circa 47 % din dioxidul de carbon fixat, se consumă în procesul de respiraţie a organelor subterane (Minchin şi Pate, 1973). Astfel, în procesul de respiraţie a nodozităţilor se consumă 5,9 mg carbon/mg N_2 fixat, iar în cazul rădăcinilor nenodulate se consumă 6,2 mg carbon/mg NO_3^- asimilat.

Intensitatea procesului de respiraţie şi balanţa carbonului sunt dependente de temperatură. Astfel, fixarea azotului şi acumularea substanţei uscate au fost mai mari când temperatura din timpul nopţii a variat între 10 şi 17 °C (Roponen ş.a., 1970).

Acidul folic, care participă la metabolismul flavinelor şi purinelor, se sintetizează în mitocondriile din frunzele de mazăre, în care au fost identificate toate enzimele implicate în acest proces. Concentraţia acestei substanţe este de aproximativ 400 µmol şi reprezintă 50 % din totalul acidului folic (Neuburger ş.a., 1996).

Creşterea şi maturarea frunzelor are loc concomitent cu creşterea plantei. În timp ce mugurii apicali şi laterali îşi continuă creşterea, frunzele bazale trec la faza de maturitate şi senescenţă. Leshem, Halevy şi Frenkel (1984) au constatat că prezenţa calciului intracelular activizează calmodulinul, formând un complex calmodulin-calciu, care stimulează activitatea fosfolipazei A_2, care, respectiv, catalizează descompunerea fosfolipidelor membranale. Acest proces conduce la creşterea permeabilităţii membranelor plasmatice şi la desfăşurarea reacţiilor caracteristice care induc senescenţa.

Senescenţa frunzelor de mazăre reprezintă un proces coordonat genetic, care determină dereglarea metabolismului celular (Pastori şi Rio, 1997). Senescenţa naturală şi cea determinată de factorii de stres se deosebesc la nivel molecular în ceea ce priveşte expresia genelor (Becker şi Apel, 1993).

Pe parcursul senescenţei are loc acumularea speciilor de oxigen activ (O_2^-, H_2O_2 etc.), din peroxizomii frunzelor şi a activităţii enzimelor ciclului glioxilat. În această fază peroxizomii au rol activ în metabolizarea oxigenului activ, creşte activitatea enzimelor: xantin oxidazei, superoxiddismutazei şi urat oxidazei, în timp ce activitatea catalazei scade. În acelaşi timp, Pastori şi Rio (1997) au constatat că senescenţa frunzelor este asociată cu tranziţia peroxizomilor la glio-

xizomi, fapt evidenţiat de prezenţa enzimelor ciclului glioxilat (malat sintază şi izocitrat liază) în peroxizomii senescenţi. Aceasta conduce la diminuarea ritmului de biodegradare a speciilor active de oxigen şi la intensificarea proceselor de biodegradare caracteristice senescenţei.

Numărul peroxizomilor din frunzele senescente creşte, se formează o nouă populaţie de peroxizomi şi are loc transformarea peroxizomilor în glioxizomi.

Procesul de creştere al plantelor de mazăre este influenţat de numeroşi factori externi.

Temperatura ridicată (30–42 °C) determină biosinteza unor proteine de şoc termic (HSPs), cu greutatea moleculară mică (17,9 şi 18,1 kDa), care sunt codificate de doi cADNs: HSP 18,1 şi HSP 17,9. Din punctul de vedere al compoziţiei în aminoacizi, aceste proteine sunt asemănătoare în proporţie de 80,8–92,9 % cu cele produse de alte plante angiosperme, în condiţii similare de temperatură (DeRocher ş.a., 1991). După Lee ş.a. (1995), proteinele de şoc termic au greutatea moleculară cuprinsă între 15 şi 30 kDa şi se acumulează în citosol. Lenne şi Douce (1994) au constatat că după 3 ore de expunere a plantelor de mazăre la temperatura de 40 °C a avut loc sinteza proteinelor de şoc termic cu greutatea moleculară de 22 kDa, care se acumulează numai în mitocondrii şi reprezintă 1–2 % din proteinele din matrice.

Temperaturile negative pot să determine îngheţul extracelular sau intracelular. Îngheţul intracelular este evitat de plantele de fasole prin acumularea în celule a substanţelor osmotic active, creşterea fluidităţii lipidelor membranale şi prin diminuarea conţinutului în apă liberă, ca urmare a legării acesteia de coloizii citoplasmatici. În acelaşi timp, plantele care au celule mici şi frunze lipsite de cârcei, care protejează mai bine meristemul apical, sunt mai rezistente la frig. După Lejeune-Henaut şi Wery (1994), în acest proces sunt implicate şi genele rezistenţei la ger, care sunt estimate la 3 sau 4. Wellaum ş.a. (1997) au constatat că aplicarea acidului abscisic la plantele de mazăre, soiul *Alaska*, determină creşterea toleranţei la îngheţ până la –1,5 ...–4,0 °C, în timp ce aclimatizarea la +2 °C creşte toleranţa la frig până la –7,5...–14,8 °C şi determină acumularea acidului abscisic în vârful tulpinii şi în epicotil de 3–4 ori. De asemenea se acumulează 7 noi proteine în tulpină, 3 în epicotil şi 2 în rădăcină.

Cerinţele pentru **umiditate** ale plantelor de mazăre sunt moderate, pretenţiile mai mari sunt în perioada de înflorire şi fructificare.

Seceta determină în cazul soiului de mazăre *Frilene* scăderea potenţialului hidric foliar la –1,3 MPa, diminuarea intensităţii procesului de fotosinteză cu 78 % şi a intensităţii procesului de transpiraţie cu 83 %, scăderea conţinutului în clorofilă, caroteni şi proteine solubile cu 18 %. Stresul hidric a determinat, de asemenea, scăderea cu 72–85 % a activităţii catalazei, dehidroascorbatreductazei, glutationreductazei şi creşterea cu 32–42 % a activităţii peroxidazelor şi a superoxiddismutazei. S-a constatat, de asemenea, creşterea de 3 ori a ritmului de oxidare a lipidelor şi a proteinelor şi scăderea cu 25 % a conţinutului în glutation şi cu 67 % a conţinutului în vitamină E (Moran ş.a., 1994).

În ceea ce priveşte necesarul de **substanţe minerale**, se apreciază că pentru 100 kg seminţe, plantele de mazăre au nevoie de 6,25 kg N, 0,75–1,5 kg P_2O_5 şi 2,0–3,7 kg K_2O (Bîlteanu şi Bîrnaure, 1989).

Procesul de creştere a frunzelor este stimulat de nutriţia cu azot. Morel şi Ney (1994) au constatat că mărirea dozelor de fosfor la 300 mg P/kg nu măreşte viteza de creştere a frunzelor.

Creşterea concentraţiei de ioni din soluţia solului (salinitate) determină inhibarea activităţii enzimatice şi a procesului de creştere. Mazărea crescută 14 zile într-o soluţie nutritivă cu concentraţia de 100 mmol ClNa a acumulat clorul şi sodiul în apoplastul frunzelor. Astfel, Speer şi Kaiser (1991) au constatat creşterea concentraţiei acestor două elemente de 38,0 ori şi, respectiv, de 61,2 ori în vacuolă şi de 33,3 ori, respectiv de 14,8 ori, în apoplast (*Tabelul 4.1.*).

Concentraţia de sodiu din cloroplast nu a diferit mult, dar concentraţia de clor a fost semnificativ mai mare.

Zhu şi Davies (1997) au studiat diferenţele de natură fiziologică dintre două linii de mazăre: una pitică şi una cu talie înaltă, care au fost expuse la fotoperioade lungi şi scurte. Conţinutul de gibereline endogene a fost corelat negativ cu durata fotoperioadei. Conţinutul de GA_{20} din mugurii apicali ai plantelor expuse la fotoperioade scurte a fost de 4 ori mai mare comparativ cu cel determinat în plantele expuse la fotoperioade lungi. În timpul înfloritului, conţinutul de GA_{20} a fost de trei ori mai mare, iar conţinutul de gibereline endogene de 10–11 ori mai mare în tulpinile liniei pitice comparativ cu cea cu talie înaltă.

Conţinutul în auxine din tulpina liniei pitice nu a prezentat diferenţe între probele expuse la fotoperioade lungi şi scurte. Mugurii vegetativi apicali au un conţinut puţin mai mare de auxine în condiţii de

Tabelul 4.1. **Conţinutul vacuolei, citoplasmei şi a apoplastului celulelor din frunzele de mazăre crescute în soluţie cu concentraţie normală şi în soluţie cu 100 mmol Na Cl**

Ionul	Varianta	Vacuolă	Citoplasmă	Apoplast
K^+	M	104	53	13
	S	42	29	14
Na^+	M	3	19	1,5
	S	114	60	50
Mg^{2+}	M	12	6	4
	S	6,5	4	2
Cl^-	M	4	5	6
	S	245	60	89
NO^{3-}	M	33	6	2,1
	S	0	1	0
SO_4^{2-}	M	28	7	0,7
	S	15	4	1,6
HPO_4^{2-}	M	24	12	2
	S	6	3	1,6

M – martor, S – salinitate

fotoperioadă scurtă, în timp ce mugurii florali au de două ori mai puţină auxină comparativ cu cei expuşi la fotoperioadă lungă.

Nomura ş.a. (1997) au constatat că tulpinile liniilor pitice de mazăre au o concentraţie de brassinosteroiz: brassinolid, castasteron, 6-deoxocastasteron de 23, 22 şi, respectiv, de 9 ori mai mică ca în plantele de tip sălbatic. Tulpinile tinere ale plantelor pitice au un conţinut de brassinolide cu 50 % mai mic , iar de castasteron de 5 ori mai mare comparativ cu cel din plantele de tip sălbatic. Aplicarea de brassinolid, castasteron, tifasterol, 3-dehidroteasteron sau teasteron normalizează creşterea internodurilor şi din această cauză, probabil, se apreciază că plantele pitice au blocat ciclul de sinteză al brassinosteroizilor.

4.3. Procesul de dezvoltare

Perioada în care are loc inducţia florală reprezintă o etapă de mare sensibilitate, în timpul căreia acţiunea nefavorabilă a factorilor de

mediu poate avea un efect dezastruos asupra înfloririi şi a producţiei viitoare. Inducţia florală este rezultatul acţiunii factorilor de mediu (Evans, 1978). Coordonarea genetică a procesului de dezvoltare este sub control poligenic (Murfet, 1971) şi factorii de mediu influenţează mai mult prin cantitatea lor decât prin calitate (Haupt, 1969).

După Turc şi Ney (1994), inducţia florală are loc în perioada când planta de mazăre are 3 frunze.

Soiurile de mazăre cultivate în România sunt facultative de zi lungă. Soiurile timpurii de mazăre nu sunt sensibile la fotoperioadele lungi şi la vernalizare (Barber, 1959), în timp ce soiurile tardive au o sensibilitate mai ridicată la aceste condiţii. Lejeun-Henaut şi Wery (1994) au scos în evidenţă faptul că mazărea nu are cerinţe de vernalizare similare cu cerealele de toamnă.

Eteve şi Derieux (1982) au constatat că există o variabilitate genetică în ceea ce priveşte durata perioadei dintre semănat şi inducţia florală, durată ce poate fi exprimată prin suma temperaturilor. Primordiile inflorescenţelor se pot forma la câteva zile după imbibiţia seminţelor, înainte ca epicotilul să iasă la suprafaţa solului (Haupt, 1969).

Vernalizarea se realizează prin expunerea plantulelor la temperatura de 1–7 °C, timp de 1–2 săptămâni (Moore şi Bonde, 1962). Se presupune că temperaturile coborâte acţionează prin eliminarea sau descompunerea unui inhibitor prezent în cotiledoane (Amos şi Crowden, 1969) sau prin sinteza unui mesager chimic care activizează genele infloririi (Bernier ş.a., 1993). Prin expunerea la fotoperioadă corespunzătoare şi la vernalizare se induce formarea florilor la nodurile mai apropiate de sol.

Începutul înfloririi corespunde cu momentul în care are loc înflorirea la primul nod florifer şi are loc după realizarea a 1058–1075 grade-zi de la semănat. Încheierea înfloritului are loc după realizarea a 1158–1315 grade-zi de la semănat (Jeuffroi şi Sebillotte, 1997).

Summerfield şi Roberts, în anul 1988, şi Truong şi Duthion, în anul 1993, au elaborat câte un model matematic prin care se poate calcula data înfloritului la plantele de mazăre, ţinându-se cont de temperatură şi fotoperioadă şi, respectiv, de timpul necesar după răsărit pentru formarea primului fitomer reproducător.

După formarea unui anumit număr de fitomere plantele de mazăre realizează capacitatea de a înflori. În general, începutul înflo-

ririi are loc la jumătatea perioadei dintre înflorit şi maturitatea fiziologică şi corespunde cu acumularea a aproximativ 800 grade-zi.

Lecceur şi Turc (1994) au precizat că la formarea sa, inflorescenţa se prezintă sub forma unei mici mase de celule meristematice situată la subsuoara meristemului caulinar şi ale meristemelor foliare. După un plastrocron, inflorescenţa se prezintă sub forma a două sfere din care se formează două flori. Mai întâi se formează primordiile sepalelor şi ale petalelor, care acoperă primordiile ovarelor şi ale staminelor, ce se formează ulterior. Întotdeauna evoluţia florii proximale este mai avansată cu un plastrocron faţă de cea distală.

Perioada de înflorire este, în general, lungă şi noi flori continuă să se formeze în fiecare săptămână. Durata perioadei de înflorire corespunde cu realizarea a 83–251 grade-zi. Intervalul dintre formarea florilor la două noduri succesive este constant în ceea ce priveşte numărul de grade-zi. Evoluţia înfloririi în lungul tulpinii unei plante de mazăre este o funcţie liniară a gradelor-zi de la începutul înfloririi, utilizând media temperaturii maxime şi minime cu baza 0 °C (Ney şi Turc, 1993). Ritmul de înflorire este constant în diferite condiţii, dar variabil în funcţie de soi.

Primul nod cu mugur florifer este iniţiat în meristemul apical când tulpina are 4–5 frunze (Eteve şi Derieux, 1982) şi depinde de fotoperioadă şi de temperatura de la începutul ciclului. În continuare mugurii floriferi se formează după un plastrocron constant. Nu se cunoaşte însă cauza încetării procesului de înflorire (Jeuffroy şi Sebillotte, 1997).

Numărul de etaje florifere variază în funcţie de soi între 8 şi 9 şi este dependent, după Jeuffroi (1991), de realizarea până în momentul înfloririi a unei nutriţii cu azot, precum şi a unui regim hidric corespunzător. Viteza de formare a etajelor florifere (antoterma) variază, în funcţie de soi, între 33 grade-zi la soiul *Celeste* şi 43 grade-zi la soiul *Messire* (Duchene şi Gerard, 1994).

Hormonii vegetali au o influenţă evidentă asupra procesului de înflorire. Astfel, auxinele întârzie înflorirea la unele soiuri timpurii (Leopold şi Guernsey, 1954), iar giberelinele întârzie înflorirea la aproape toate soiurile de mazăre (More, 1965).

Ca urmare a faptului că înflorirea are loc mai întâi la bobocii florali de la nodurile de la baza tulpinii şi în final la cele din vârf, numărul de noduri cu flori este un factor esenţial în determinarea producţiei. Primul nod florifer este situat, de obicei, după primul nod reproducător iniţiat. Aceasta se datorează avortării precoce a prime-

lor flori din cauza gerurilor târzii sau a atacului patogen. Ney şi Turc (1994) au constatat că pentru deschiderea florilor de la două noduri succesive ale soiului *Solara* sunt necesare 40–45 grade-zi, iar viteza de deschidere a florilor de pe o tulpină rămâne constantă, indiferent de viteza de creştere a plantei.

Numărul etajelor florifere de pe o tulpină variază, în funcţie de soi, între 5,2 la *Renata* şi 8,7 la *Celeste*. Acest indicator este influenţat de densitatea semănatului şi de condiţiile agrotehnice şi climatice. Lecoeur (1994) a constatat că seceta din perioada de la începutul procesului de înflorire afectează fitomerele din zona apicală a tulpinii, determinând întârzierea formării nodurilor florifere. Stresul hidric moderat din timpul înfloritului nu afectează viteza procesului de înflorire, în schimb, stresul hidric sever afectează viteza acestui proces.

Aplicarea îngrăşămintelor fosfatice (300 mg P/kg), în momentul în care s-au realizat circa 775 grade-zile după semănat, determină creşterea semnificativă a numărului de noduri reproducătoare şi a vitezei de formare a acestora (Morel şi Ney, 1994).

Florile sunt dispuse câte 2 până la 5 în raceme simple sau umbelat apropiate. Primele inflorescenţe se formează la nodurile 8–10, în cazul soiurilor timpurii, şi la nodurile 18–20, la soiurile tardive. Caliciul este alcătuit din 5 sepale care formează un tub, iar corola zigomorfă este alcătuită din 5 sepale inegale, de culoare albă sau uneori sunt pestriţe. Androceul este alcătuit din 9 stamine unite şi una liberă, iar gineceul este format dintr-o carpelă, cu ovarul superior, stilul curbat şi stigmatul bărbat. În ovar se află două şiruri paralele de ovule.

Perez-Amador ş.a. (1996) au identificat în ovarele florilor de mazăre o nouă poliamină, hexanilspermidină, care se găseşte în cantitate mai mică în perioada de înflorit şi creşte progresiv în faza de senescenţă.

Florile se deschid în ordine, de la baza plantei spre vârful acesteia, dimineaţa între orele 8 şi 11, iar o floare stă deschisă 2–3 zile. Viteza de înflorire la plantele de mazăre prezintă diferenţe semnificative în cazul a 11 soiuri (Ney şi Dumoulin, 1994).

Perioada de înflorire a mazării este de 2–3 săptămâni (Zanoschi şi Toma, 1985). Polenizarea şi fecundarea au loc înainte ca floarea să fie complet deschisă. Polenizarea este directă, mazărea fiind o plantă autogamă.

Temperaturile din perioada de la începutul înfloririi şi maturitate, care depăşesc 25,6 °C, pot să determine scăderea producţiei cu până

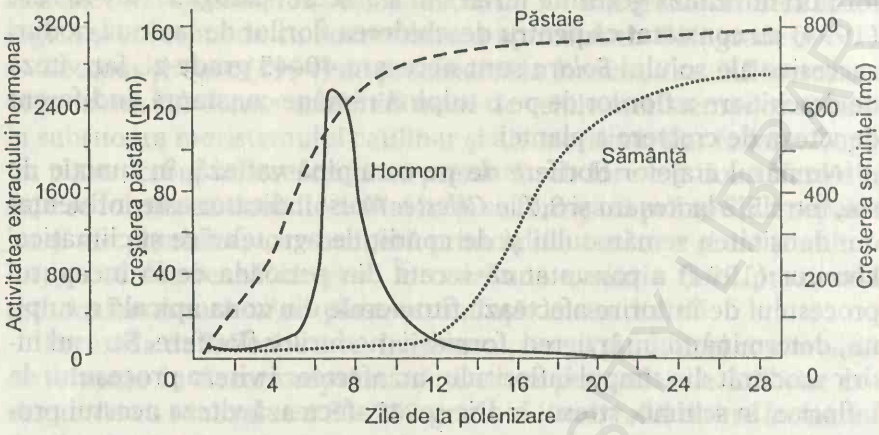

Fig. 4.9. Creşterea seminţelor şi a păstăii de mazăre şi activitatea giberelinelor din extractul hormonal (Mitchell ş.a., 1951)

la 27 % (Jeuffroi, 1994). Influenţa temperaturii asupra numărului de ramificaţii florifere este dependentă de momentul aplicării şocului termic.

Fructul se formează în urma procesului de fecundare şi este o păstaie. La soiurile zaharate, endocarpul este moale, iar păstăile sunt indehiscente, în timp ce la soiurile de câmp, endocarpul este pergamentos şi este dehiscent.

Păstaia are lungimea medie de 4–7 cm şi lăţimea de 1,2–2,5 cm şi conţine în medie 3 până la 5 seminţe. Creşterea păstăii are loc iniţial în lungime şi în lăţime şi ulterior are loc îngroşarea pereţilor (Flinn şi Pate, 1968). Ele realizează greutatea maximă, înainte ca seminţele să înceapă acumularea substanţelor de rezervă (*Fig. 4.9.*).

Magnus ş.a. (1997) au constatat că după 3–4 zile de la înflorit compuşii conjugaţi ai auxinei se găsesc în concentraţie de 1–2 ori mai mare comparativ cu auxina liberă. În schimb, în fructele tinere auxina a avut o concentraţie mai mare comparativ cu compuşii conjugaţi (ex. acid 3-acetic-4-clorindol).

Numărul de păstăi care se pot forma pe o tulpină variază în funcţie de soi între 5,2 la soiul *Solara* şi 8,6 la soiul *Celeste* (Duchene şi Gerard, 1994).

Temperaturile ridicate, care depăşesc 25,6 °C, din perioada de formare a primului nod florifer determină scăderea numărului de păstăi de pe o plantă, ceea ce poate conduce la diminuarea producţiei cu

27 % (Jeuffroi, 1994). După Lambert şi Linck (1958), această perioadă sensibilă la temperaturi ridicate este situată între ziua a 5-a şi a 10-a înainte de începutul înfloritului, iar după Karr ş.a. (1959), între ziua a 9-a şi a 11-a înainte de înflorire. Cercetările efectuate de Stanfield ş.a. (1966) au precizat că temperaturile diurne de 32 °C şi nocturne de 16 °C au determinat formarea celui mai mic număr de păstăi pe plantă (2,0 – 2,1). Cel mai mare număr de păstăi a fost obţinut în regimul termic de 21 °C ziua şi 13 °C noaptea (17,6 păstăi/plantă). Cercetările efectuate de Jeuffroi ş.a. (1990) nu au putut pune în evidenţă acest efect negativ al temperaturilor ridicate numai în cazul în care au fost aplicate o perioadă foarte lungă.

Expunerea plantelor de mazăre în perioada de înflorire timp de 5 zile, la temperatura de 29 °C a determinat reducerea numărului de seminţe cu circa 20 % (Lambert şi Linck, 1958). Rezultate similare a obţinut şi Jeuffroi ş.a. (1990), aplicând plantelor de mazăre tratamente termice, la 31 °C. Reducerea numărului de seminţe s-a constatat la păstăile situate la nodurile inferioare, cu o maturitate mai avansată.

Reducerea semnificativă a randamentului are loc, după Lambert şi Linck (1958), după o zi de expunere la temperatura de 32 °C sau 3 zile la temperatura de 29 °C.

Numărul de seminţe care ajung la maturitate este determinat în principal de ponderea avorturilor. Umbrirea, defolierea şi creşterea densităţii plantelor determină sporirea proporţiei de păstăi avortate. Ney ş.a. (1993) au precizat că avortarea păstăilor are loc înainte de acumularea a 300 °C zi, având temperatura de bază 0 °C.

Efectul temperaturilor diurne ridicate este amplificat de existenţa unor temperaturi ridicate şi în timpul nopţii. Temperaturile ridicate sunt însoţite, de obicei, şi de stres hidric, efectul cumulat al acestor factori putând determina inhibarea procesului de înflorire şi avortul seminţelor (Ney ş.a., 1994).

Mazărea este o specie sensibilă în ceea ce priveşte aprovizionarea cu apă. Perioada cea mai sensibilă la deficitul hidric este cea în care are loc înfloritul şi rezultatul stresului constă în reducerea numărului de noduri reproducătoare şi a celui de seminţe dintr-o păstaie (Turc şi Ney, 1994). Stresul hidric de scurtă durată sau de mică intensitate, la începutul perioadei de umplere a seminţelor, nu are un efect deosebit asupra acestora. Stresul sever determină însă avortarea seminţelor care nu au ajuns încă la stadiul limită de avortare, realizarea unor seminţe cu dimensiuni mici şi cu o maturitate mai precoce. Dacă

seminţele au ajuns la stadiul de umplere, procesul de avortare nu mai poate avea loc (Ney ş.a., 1994). Seminţele devin situsul prioritar de aprovizionare cu asimilate, ceea ce determină modificarea priorităţilor de aprovizionare din plante. În acest caz seminţele sunt aprovizionate prioritar, comparativ cu meristemele, ceea ce determină oprirea procesului de formare de noi noduri.

Numărul de seminţe care se pot forma pe o tulpină variază, în funcţie de soi, în medie între 17,6 (*Solara*) şi 30,9 (*Celeste*), iar numărul tulpinilor fertile/m^2 variază între 97 la soiul *Terese* şi 129 la soiul *Solara* (Duchene şi Gerard, 1994).

Numărul de seminţe din păstăi, care poate fi realizat într-o cultură de mazăre, poate fi estimat cu ajutorul unor modele de simulare, cum sunt SOYGRO, TURC sau P'TIPOIS.

4.4. Distribuţia substanţelor în plantele de mazăre

Distribuţia substanţelor nutritive în plantele de mazăre este dependentă de cerinţele diferitelor organe. După răsăritul plantulelor de mazăre şi formarea frunzelor verzi, se trece de la nutriţia heterotrofă la cea autotroffotosintetizantă. În această perioadă substanţele organice fotosintetizate şi cele minerale sunt transportate prioritar spre organele în creştere. Repartiţia între organe se face în funcţie de nivelul cererii.

Cercetările efectuate cu carbon marcat ($^{14}CO_2$), de Jeuffroi şi Warembourg (1991), au dovedit că proporţia compuşilor cu carbon marcat transportată spre organele vegetative şi spre cele reproducătoare nu este modificată semnificativ de ritmul de creştere a plantelor de mazăre. Distribuţia substanţelor se modifică însă în funcţie de poziţia situsurilor care necesită asimilate. Astfel, până în faza de înflorire cele mai mari cereri sunt din partea meristemelor vegetative, aflate în fază de creştere activă. După înflorit şi fecundare intensitatea procesului de creştere vegetativă scade şi se intensifică creşterea fructelor şi seminţelor, precum şi acumularea substanţelor de rezervă în seminţe. Ca urmare, cererea de asimilate din partea acestor organe creşte, iar transportul asimilatelor spre aceste organe devine prioritar.

Flinn şi Pate (1970) au constatat că, în general, 2/3 din carbonul determinat în seminţele mature provine de la frunzele şi păstăile situate la acelaşi etaj. Poziţia alternă a frunzelor şi conexiunile vasculare nu permit aprovizionarea cu fotosintetizate a păstăilor situate

succesiv, de aceeaşi parte a tulpinii, ci numai a păstăilor situate cu două etaje mai sus sau mai jos (Pate, 1975).

În cazul păstăilor, nu s-a putut constata o aprovizionare preferenţială în funcţie de poziţia acestora pe plantă. Jeuffroi şi Warembourg (1991) au confirmat că poziţia păstăilor pe plantă nu determină aprovizionarea preferenţială cu asimilate, dar au constatat că aceasta este determinată de mărimea păstăilor.

Substanţele fotosintetizate produse în celulele din păstăi sunt translocate, de obicei, în seminţele din aceeaşi păstaie. Numai în cazul în care seminţele sunt îndepărtate asimilatele sunt translocate spre seminţele din păstăile situate la alte etaje (Lovell şi Lovell, 1970).

Iniţierea procesului de umplere a seminţelor are loc de la primul nod florifer. Durata perioadei de la înflorire la începutul umplerii seminţelor de la primul nod florifer este, în general, constantă pentru un soi şi este de 270 grade-zi (Ney şi Turc, 1994).

Translocarea asimilatelor din păstăi în seminţe coincide cu scăderea greutăţii păstăilor, reducerea conţinutului în clorofilă şi uscarea păstăilor. Substanţele translocate reprezintă circa 20–25 % din necesarul de carbon şi azot al seminţelor (Flinn şi Pate, 1968).

4.5. Depozitarea substanţelor de rezervă în seminţe

Pe parcursul procesului de creştere a seminţelor se constată în numeroase cazuri avortarea acestora. Duthion şi Pigeaire (1991) au precizat că faza de la care riscul avortării este foarte redus sau nul corespunde cu realizarea lungimii de 6 mm. Riscul devine zero când lungimea păstăii este de 8,3 mm pentru soiurile cu sămânţă mică şi 8,8 mm pentru cele cu sămânţa mare. Ca indicator fiziologic poate fi utilizat conţinutul în apă al seminţelor. Când acesta începe să scadă, iar substanţa uscată începe să crească, riscul avortării se reduce (Ney şi Turc, 1994). Aceasta are loc după realizarea a 270 grade-zi de la înflorire.

Cauza principală care determină avortul seminţelor poate fi aprovizionarea necorespunzătoare a acestora cu substanţe nutrivie şi, în special, cu compuşi azotaţi (Jeuffroi, 1994). De asemenea, modificarea raportului dintre radiaţiile roşii şi infraroşii, recepţionate la diferite niveluri ale plantei, este considerată de Heindl şi Brun (1983) ca un alt factor ce poate influenţa acest proces.

Durata perioadei de la începutul înfloririi şi până la începutul depozitării asimilatelor în seminţele de la primul nod florifer variază nesemnificativ în cazul a 11 soiuri de mazăre, cultivate în condiţii similare de mediu. Această durată exprimată în grade-zi cumulate variază între 241 şi 280 (Ney şi Dumoulin, 1994).

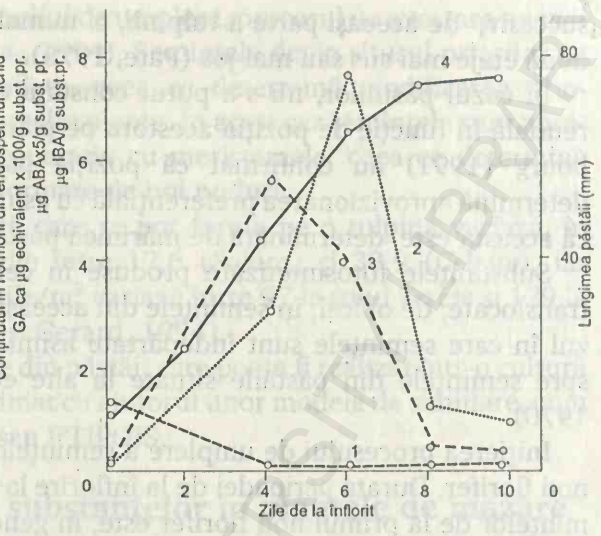

Fig. 4.10. Conţinutul în hormoni din timpul creşterii păstăii de mazăre: 1 — acid abscisic; 2 — auxine; 3 — gibereline; 4 — lungimea păstăii

Conţinutul în hormoni variază pe parcursul perioadei de înflorire şi de formare a păstăilor şi a seminţelor (*Fig. 4. 10.*). Astfel, conţinutul în acid abscisic scade în primele 4 zile după înflorit şi rămâne la o valoare relativ constantă în următoarele 6 zile.

Creşterea seminţelor de mazăre şi, mai ales, a pericarpului este stimulată de prezenţa giberelinelor şi a acidului 3-acetic-4-clorindolic (Van Huizenn ş.a., 1966).

Conţinutul în gibereline realizează un maximum după 4 zile de la înflorit, iar cel de auxine, după 7 zile de la înflorit, ceea ce scoate în evidenţă rolul acestor hormoni în procesul de creştere a seminţelor. În continuare are loc scăderea bruscă a conţinutului acestor hormoni, înregistrându-se valori minime după 8 zile de la înflorit.

Zhu ş.a.(1991) au identificat în seminţele de mazăre în curs de formare următoarele gibereline: GA_9, GA_{12}, GA_{17}, GA_{19}, GA_{20}, GA_{29}, GA_{44}, GA_{51}, GA_{53} şi $catabolit_{29}$. Seminţele mature conţin în cantitate mai mare GA_{20}, GA_{29} şi $catabolit_{29}$, care pot regla procesul de creştere a păstăilor şi de germinare a seminţelor.

Cantitatea de GA_{20} şi $catabolit_{29}$ variază între 783 şi 912 ng/g substanţă proaspătă în cotiledoane şi depăşeşte 1940 ng/g substanţă proaspătă în tegument.

Rodrigo ş.a. (1997) au constatat că în păstăile tinere de mazăre predomină GA_1 şi GA_3, iar în seminţele tinere GA_4 şi GA_7. GA_1 are un maximum după 6 zile de la înflorit, când s-a constatat şi ritmul cel mai intens de creştere a păstăilor, în timp ce GA_3 a realizat un maximum în seminţe, după 4–8 zile de la înflorit. GA_{19}, GA_{20} şi GA_{29} au fost determinate în cantitate mai mare la scurt timp de la înflorit, după care conţinutul lor scade rapid.

GA_1, GA_8, GA_{19}, GA_{20} şi GA_{29} au fost identificate în testa, în timp ce GA_3 a fost identificată atât în testa, cât şi în endosperm. GA_4 a fost identificată în endosperm, iar GA_3 şi GA_{20} în embrion. Determinările efectuate au dovedit că GA_{12} a fost metabolizată în păstăi ca GA_{19}, GA_{20}, GA_{29} catabolit, GA_{81} şi GA_{97}.

Ritmul de depozitare a substanţelor de rezervă în seminţe este determinat de eficienţa procesului de fotosinteză, respectiv de capacitatea de absorbţie a radiaţiilor fotosintetic active. Eficienţa conversiei radiaţiilor fotosintetic active absorbite (PAR), în substanţă uscată, variază pe parcursul perioadei de vegetaţie. Astfel, Ney (1994) a constatat că până la începutul creşterii păstăilor eficienţa conversiei este de 2 g substanţă uscată/MJ radiaţii absorbite. Valoarea creşte la 3,5 g substanţă uscată/MJ, până la începutul umplerii seminţelor, pentru ca apoi să scadă la zero în faza de maturitate fiziologică. Pentru determinarea acumulării substanţei uscate poate fi utilizat un model matematic, care ţine cont de radiaţiile fotosintetic active absorbite (Ney, 1994).

Principalii compuşi organici depozitaţi în seminţe sunt rezultatul procesului de fotosinteză din perioada de după înflorire. Pate şi Flinn (1973) au precizat că în cazul speciei *Pisum arvense* 23 % din carbonul asimilat în stadiul de 7 frunze se depozitează în planta matură şi doar 2 % în seminţe.

Conţinutul în apă al seminţelor, în faza de formare a embrionului şi de început a depozitării substanţelor de rezervă, este de 85 % şi scade la 55 % pe parcursul procesului de depozitare a substanţelor de rezervă. În faza de deshidratare a seminţelor conţinutul în apă scade la 14 % (Le Deunff şi Rachidian, 1988). Deshidratarea seminţelor este însoţită şi de biosinteza unei familii de proteine care au un rol protector: dehidrine.

Substanţele de natură glucidică, translocate din păstăi, în seminţe, provin din fotosinteza proprie a păstăilor, din substanţele depozitate în fazele timpurii de creştere şi din fixarea dioxidului de carbon, în lipsa luminii de către fosfoenolpiruvat carboxilază (Hedley ş.a.,

1975). Fosfoenolpiruvat carboxilaza se află în cantitate mare în păstăile tinere şi scade cu 15 zile înainte de depozitarea substanţelor de rezervă. Această enzimă se biosintetizează în cotiledoane, după 35 de zile de la înflorit, şi poate fi depozitată în timpul procesului de maturare, pentru a fi utilizată în perioada de germinare (Bewley şi Black, 1978). Ea are un rol important în fixarea dioxidului de carbon rezultat din procesul de respiraţie.

Comparativ cu cerealele, la care procesul de fotosinteză din spice are o pondere mare în fotosinteza netă, la mazăre, ponderea este foarte redusă (Qebedeaux şi Cholet, 1975).

Încetarea diviziunii celulelor din cotiledoane reprezintă momentul din care acumularea substanţei uscate în seminţe devine liniară, iar conţinutul de apă începe să scadă de la 85 % la 55 % (Dumoulin ş.a., 1994).

Endospermul seminţelor de mazăre are o durată de viaţă scurtă şi nu este capabil să realizeze condiţii pentru depozitarea substanţelor insolubile (Kapoor, 1966). Conţinutul său lichid foarte bogat în substanţe organice poate aproviziona embrionul tânăr, timp de 10–15 zile, cu toate substanţele nutritive necesare (Flinn şi Pate, 1968).

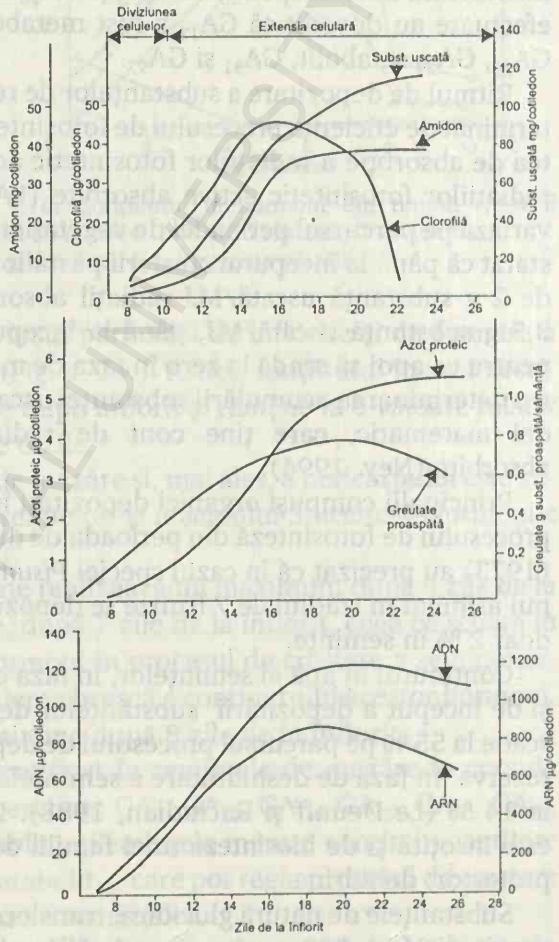

Fig. 4.11. Principalele modificări din timpul maturării seminţelor de mazăre (Pate, 1975)

Modificările fiziologice şi biochimice care au loc în timpul creşterii şi maturării seminţelor sunt prezentate în *figura 4.11*. Se remarcă faptul că sporirea greutăţii proaspete a seminţelor are două faze în cazul speciei *Pisum arvense* şi al unor soiuri de *Pisum sativum*. Între aceste faze există o perioadă de încetinire a creşterii, care corespunde cu umplerea sacului embrionar (Carr şi Skene, 1961).

O parte din glucidele şi proteinele translocate spre păstăi şi seminţe provin de la frunzele bazale, care ajung la senescenţă în timpul formării acestor organe. Proteinele din frunze sunt biodegradate la aminoacizi, care sunt translocaţi spre fructe şi seminţe. Translocarea se face prin vasele liberiene ale plantei şi apoi prin fasciculele placentare ale păstăii, care sunt conectate cu fasciculul conducător din funicul şi chalază (Pate ş.a., 1974). Nu există o conectare vasculară între embrion şi tegumentul seminal, astfel că embrionul absoarbe substanţele nutritive eliberate de celulele vii ale tegumentelor. Cunoştinţele referitoare la acest proces sunt foarte reduse. S-a observat totuşi prezenţa unui ţesut de transfer între epiderma exterioară şi embrion (Gunning şi Pate, 1974). Tegumentul format din numeroase celule cu pereţii subţiri poate servi ca ţesut de transfer pentru substanţele nutritive din chalază spre embrion.

În timpul procesului de depozitare a substanţelor de rezervă, în cotiledoane se acumulează amidon şi proteine. Compuşii primari: zaharoza şi aminoacizii, sunt transportaţi prin floemul ce străbate funicului, până la tegument. În lipsa plasmodesmelor, asimilatele sunt transportate din simplastul tegumentului în embrion şi de aici, prin membranele plasmatice, trec în celulele din cotiledoane (Lanfermeijer ş.a., 1991). Transportul prin membrane se pare că se face printr-un cotransport simport cu protonii.

Substanţele proteice se depozitează în celulele seminţelor de mazăre, în vezicule proteice care au diametrul de 2 μm. Boulter (1981) a precizat că aceste vezicule se formează din reticulul endoplasmatic rugos sau prin fragmentarea vacuolei. Veziculele formate prin fragmentarea vacuolei pot primi proteinele de la reticulul endoplasmatic rugos sau de la complexul Golgi. În aceste vezicule se acumulează proteine glicozilate, fitină şi substanţe minerale. Dintre substanţele proteice, cele mai răspândite sunt albuminele şi globulinele. Primele se biosintetizează globulinele, dar în final acestea reprezintă doar 1/3 din proteine (Beevers şi Paulson, 1972). Globulinele sunt reprezentate de vicilină şi legumină, ambele având o cantitate mai mare de arginină şi mai redusă de metionină şi ciste-

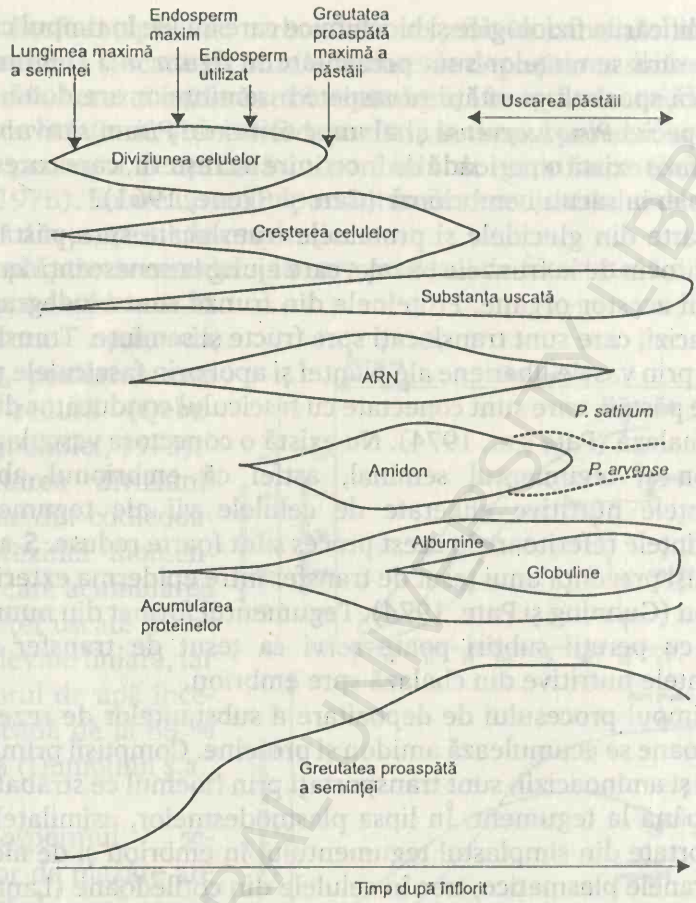

Fig. 4.12. Dinamica unor indicatori fiziologo-biochimici în timpul formării cotiledoanelor de mazăre (Millered şi Spencer, 1974)

ină, comparativ cu albuminele. Wenzel ş.a. (1993) au constatat că biosinteza proteinelor are loc în următoarea ordine: vicilină, lectină, convicilină şi legumină.

Principalii aminoacizi care sunt translocaţi spre seminţe sunt : serina, glicina şi alanina, precum şi amidele: asparagina şi glutamina. Alţi aminoacizi identificaţi în seminţe ca: tirozina, leucina, fenilalanina, histidina, lizina şi arginina se biosintetizează în seminţe din aminoacizii translocaţi.

Conţinutul în azot proteic al seminţelor de mazăre creşte rapid după 10–18 zile de la înflorit, după care acumulările sunt mai reduse (*Fig. 4.12.*).

După Millered şi Spencer (1974), biosinteza proteinelor are loc în faza de creştere, când, de altfel, se constată şi creşterea conţinutului în ADN şi ARN din cotiledoane. Boulter (1981) a precizat că în procesul de biosinteză a substanţelor proteice se pot deosebi 3 faze:

- în faza 1 diviziunea celulelor este intensă, iar sinteza substanţelor proteice este lentă;
- în faza a 2-a, care se desfăşoară după 7–22 zile de la înflorit, se formează poliribozomi, se acumulează enzimele implicate în sinteza substanţelor proteice şi se constată intensificarea acestui proces;
- faza a 3-a se desfăşoară în timpul deshidratării seminţelor. În această perioadă are loc dezasamblarea poliribozomilor, iar sinteza substanţelor proteice scade ca intensitate.

Gena care codifică sinteza leguminei se află în cromozomul 7, iar controlul procesului de biosinteză a proteinelor poate să aibă loc la nivelul transcripţiei, translaţiei sau al posttranslaţiei.

Biosinteza albuminelor şi a globulinelor decurge în paralel cu creşterea numărului de poliribozomi şi cu biosinteza ARNm. Pe măsură ce cotiledoanele îmbătrânesc, capacitatea de biosinteză a proteinelor scade, concomitent cu reducerea numărului de poliribozomi şi creşterea celui de ribozomi liberi.

Amidonul reprezintă circa 34–45 % din substanţa uscată a seminţelor. Acesta se acumulează în cloroplaste, care conţin o granulă/plastid şi devin vizibile după 10 zile de la înflorit (Bain şi Mercier, 1966). După 28 de zile de la înflorit, granula creşte, iar tilacoidele şi granele sunt presate spre membrana cloroplastului. Unele cloroplaste mici nu îşi modifică structura şi nu depozitează granule de amidon.

Seminţele de *Pisum arvense* au granulele de amidon complet formate după 20 de zile de la înflorit (*Fig. 4.12.*). În general, depozitarea amidonului se realizează în 20–35 zile (Smith, 1974), iar conţinutul în zaharoză şi alte glucide solubile scade în primele etape ale procesului de acumulare a amidonului (Turner ş.a., 1957).

Activitatea zaharozo sintetazei a fost corelată cu acumularea amidonului în pericarpul seminţelor. Această enzimă catalizează hidroliza zaharozei în prezenţa UDP-ului în UDP-glucoză şi UDP-fructoză şi se crede că este responsabilă de controlul concentraţiei zaharozei din pericarp (Dejardin ş.a., 1997).

Randamentul culturii de mazăre este determinat de numărul de seminţe pe unitatea de suprafaţă şi de greutatea unei seminţe. Aceşti doi factori limitativi se pot compensa. De exemplu, numărul mai mic

de seminţe pe unitatea de suprafaţă poate fi compensat de masa mai mare a acestora. Această compensare se realizează în perioada când seminţele din partea apicală a plantei au depăşit faza limită de avort, iar cele din partea bazală se află în faza de depozitare a asimilatelor. Cercetările efectuate de Munier-Jolain şi Ney (1994) au precizat însă că înlăturarea a 30, 45 şi 55 % din seminţele de pe o plantă a determinat o uşoară creştere a masei seminţelor rămase, dar producţia totală pe unitatea de suprafaţă nu a ajuns la nivelul celei din varianta-martor. Conţinutul în azot, respectiv în substanţe proteice, a fost însă mai mare în cazul seminţelor provenite de pe plantele de la care s-a înlăturat o parte din seminţe.

Randamentul obţinut la cultura de mazăre este dependent şi de densitatea culturii. Astfel, în cazul soiului *Solara*, randamentul maxim se obţine la o densitate de 60 plante /m^2.

În condiţiile unei nutriţii corespunzătoare cu azot, organele vegetative acumulează între 1,65 şi 3,05 % azot, ceea ce reprezintă 83–148 kg/ha , iar în seminţe 3,81–4,18 % azot, respectiv 227–331 kg/ha (Duchene şi Gaillard, 1994). Raportul dintre cantitatea de azot din seminţe şi azotul total variază între 0,48 şi 0,74.

Nutriţia deficitară cu azot afectează numărul de seminţe produse ca urmare a reducerii numărului de ramificaţii formate pe o plantă, precum şi numărul de noduri reproducătoare. Primul simptom al nutriţiei deficitare cu azot îl constituie scăderea conţinutului de azot din substanţa uscată.

Fierul se acumulează sub formă de feritină, în cantităţi mai mici în flori şi păstăi şi în cantităţi mai mari în cotiledoane şi tulpina embrionară (Lobreaux şi Briat, 1991).

Stresul hidric determină scăderea producţiei din cauză că sporirea suprafeţei foliare este limitată, iar intensitatea fotosintezei scade în timpul fazei reproductive. Martin ş.a. (1994) au constatat că sporirea densităţii peste 50 plante/m^2 nu mai poate determina creşterea producţiei de seminţe. Ofilirea frunzelor în timpul stresului hidric determină acumularea acidului abscisic în frunze, care induce sinteza unui ARNm care codifică sinteza proteinei dehidrin, ce participă la realizarea procesului de adaptare a plantelor de mazăre (Hey ş.a., 1997).

Producţia medie de seminţe care se poate realiza pe un hectar cultivat cu mazăre variază între 1224 şi 1301 kg (Bîlteanu şi Bîrnaure, 1989) şi ajunge în cazul parcelelor experimentale la 4020–7120 kg/ha (Duchene şi Gaillard, 1994).

În paralel cu maturarea seminţelor, are loc trecerea plantei de la faza de maturitate la cea de senescenţă. Acest proces se manifestă mai întâi la frunzele şi tulpina bazală şi evoluează spre partea apicală a plantei. Procesul de senescenţă a frunzelor se caracterizează prin modificarea culorii acestora ca urmare a diminuării conţinutului în pigmenţi clorofilieni, deteriorarea ultrastructurii celulelor şi în final are loc căderea frunzelor.

Plantele de mazăre, ca şi numeroase alte plante atacate de patogeni, reacţionează activ prin biosinteza unor substanţe toxice pentru aceştia: fitoalexinele. Principala fitoalexină sintetizată de mazăre este pisatina (Shiraishi ş.a., 1992).

BIBLIOGRAFIE

Amos, J.J., Crowden, R.K. – Aust. J. Biol. Sci. 1969, 22, 1091–1103.

Ashton, F.M. – Ann. Plant. Physiol. 1976, 27, 95–98.

Babalakova, N., Kudriev, T. – Mineral Nutrition of Plants. Sofia, 1984, vol. IV, 63–66.

Badenpch-Jones, J. ş.a. – Plant. Physiol. 1974, 74, 239–246.

Bain, J.M., Mercier, F.V. – Austr. J. Biol. Sci. 1966, 19, 49–67.

Bain, J.M., Mercier, F.V. – Austr. J. Biol. Sci. 1966, 19, 69–84.

Barbier, H.N. – Heredity. 1959, 13, 33–60.

Barendse, C.W. ş.a. – Plant. Physiol. 1968, 43, 815.

Basha, S.M., Beevers, L. – Planta. Berlin, 1975, 124, 77–87.

Baulter, D. – în Advances in Bot. Res, vol. 9, Londra, 1981.

Becker, W., Apel, K. – Planta. 1993, 189, 74–79.

Beevers, L., Paulson, R. – Plant. Physiol. 1972, 49, 476–481.

Bernier, G. ş.a. – The Plant. Cell. 1993, 5, 1147–1155.

Bethlenfalvay, G.J., Phyllips, D.A. – Plant. Physiol. 1977, 60, 419–421.

Bethlenfalvay, G.J. ş.a., – Crop Sci. 1994, 34, 998–1003.

Bewley, J.D., Black, M. – Physiology and Biochemistry of Seeds. Berlin, Heidelberg, New York, 1978.

Bhuvaneswari, T.V. ş.a. – Plant. Physiol. 1981, 68, 1144–1149.

Bîlteanu, G., Bîrnaure, V. – Fitotehnie, vol.I, Bucureşti, 1989.

Brown, G.E. – Biochem. J. 1965, 95, 509.

Buis, R., Barthou, H. – Actes du 1-er Seminaire de l'Ecole de Biologie Theoretique du CNRS, Paris, 1981, 399–431.

Canning, R.E., Kramer, P.J. – Amer. J. Bot. 1958, 45, 378–382.

Carr, D.J., Skene, K.G. – Aust. J. Biol. Sci. 1961, 14, 1–12.
Cartwight, P.M., Snow, D. – Ann. Bot. Londra, 1962, 26, 257–259.
Crozat, Y. ş.a. – Perspect. Agric. 1991, 162, 52–58.
Dejardin, A. ş.a. – Planta. 1997, 201, 128–137.
Deneufbourg, F., Duchene, E. – Agrophysiologie du pois proteagineux. Paris, 1994, 247–252.
DeRocher, A.E. ş.a. – Plant. Physiol. 1991, 96, 1038–1047.
Diener, T. – Phytopath. Z. 1950, 16, 126–170.
Dilova, M. – Mineral Nutrition of Plant. Sofia, 1984, vol. IV, 71–74.
Dixon, R.O. – Arch. Mikrobiol. 1964, 48, 166–178.
Doncheva, S. ş.a. – Mineral Nutrition of Plants. 1984, vol. IV, 103–106.
Dore, T. – Agrophysiologie du pois proteagineux. Paris, 1994, 145–155.
Drennan, D.S., Norton. C. – Plant. and Soil. 1972, 36, 53–57.
Duchene, E., Gaillard, B. – Agrophysiologie du pois proteagineux. Paris, 1994, 239–246.
Duchene, E., Gerard, E. – Agrophysiologie du pois proteagineux. Paris, 1994, 269–280.
Duthion, C. – Agrophysiologie du pois proteagineux. Paris, 1994, 21–26.
Duthion, C., Pigeaire, A. – Crop Sci. 1991, 31, 1579–1583.
Duthion, C., Sagan, M. – Agrophysiologie de pois proteagineux. Paris, 1994, 179–184.
Evans, L.T. – Crop Physiology. Cambridge, Londra, New York, Melburne, 1978.
Eteve, G., Derieux, M. – Agronomie. 1982, 2, 813–817.
Fernandes, D.S. – Rec. Trav. Bot. Neerl. 1923, 20, 107.
Flinn, A.M., Pate, J.S. – Ann. Bot. 1968, 32, 479–495.
Flinn, A.M., Pate, J.S. – J. Exp. Bot. 1970, 21, 71–82.
Flinn, A.M., Pate, J.S. – Ann. Bot. 1970, 32, 479–495.
Flinn, A.M. – Physiol Plant. 1974, 31, 275–278.
Gibson, A.H. – Plant. Soil, vol. spec. 1971, 139–152.
Gogorcena, Y. ş.a. – Plant. Physiol. 1995, 108, 735–759.
Gould, K.S. ş.a. – Am. J. Bot. 1994, 81, 352–360.
Grasmains, V.O., Barley, K.P. – Aust. J. Biol. Sci. 1969, 22, 1313–1320.
Guardiola, J.L., Sutcliffe, J.F. – Phytochemistry, 1972, 11, 911–916.
Guinel, F.C., La Rue, T.A. – Plant. Physiol. 1991, 97, 1206–1211.
Gunning, B.E., Pate J.S. – în Dynamic Aspects of Plant. Ultrastructure. Robards edit. Londra, 1974, 441–480.
Halvorson, H. – Plant. Physiol. 1956, 9, 412.

Hardy, R.W. ş.a. – în Biological Nitrogen Fixation in Natural and Agricultural Habitats. Lie şi Mulder edit. Haga, 1971, 561–590.

Haupt, W. – în The Induction of Flowering. Evans edit. Melburne, 1969, 393–408.

Hedley, C.L. ş.a. – Nature, Londra, 1975, 258, 352–354.

Hedley, C.L., Ambrose, M.J. – Adv. Agron. 1981, 34, 225–277.

Heindl, J.C., Brun, W.A. – Plant. Physiol. 1983, 73, 434–439.

Hellmuth, E.O. – Photosynthetica. 1971, 5, 190–194.

Hey, S.J. ş.a. – Planta. 1997, 202, 85–92.

Husain, S.M., Linck, A.J. – Physiol. Plant. 1967, 20, 48–56.

Hynes, M.J. – Aust. J. Biol. Sci. 1968, 21, 827–829.

Ignatov, G. ş.a. – Mineral Nutrition of Plants. Sofia, 1984, vol. IV, 95–98.

Imagawa, K. ş.a. – Plant. Physiol. 1991, 97, 193–196.

Jeuffroy, M.H. – These de doctorat. Univ. Paris, 1991, 206 p.

Jeuffroy, M.H., Warenbourg, F.R. – Plant. Physiol. 1991, 97, 440–448.

Jeuffroy, M.H. – Agrophysiologie du Pois proteagineux. Paris, 1994, 93–110.

Jeuffroy,M.H. – Agrophysiologie du Pois proteagineux. Paris, 1994, 157–169.

Jeuffroy, M.H., Sebillotte, M. – Eur. J. Agron. 1997, 6, 15–24.

Jones, V.M., Boulter, D. – New Phytol. 1968, 67, 925–934.

Jones, R.L., Stoddard, J.L. – în The Physiology and Biochemistry of Seed Dormancy and Germination. Khan edit. Amsterdam, 1977.

Juliano, B.O., Varner, J.E. – Plant. Physiol. 1969, 44, 886–892.

Kapoor, B.M. – Genetica. 1966, 37, 557–568.

Karr, E.J. ş.a. – Amer. J. Bot. 1959, 46, 91–93.

Khan, A.A., Heit, C.E. – Biochem. J. 1969, 113, 707.

Kolloffel, C. – Acta Bot. Neerl. 1967, 16, 11.

Kolloffel, C., Sluys, J.V. – Acta Bot. Neerl. 1970, 19, 503.

Kosslak, R.P., Bohlool, B.R. – Plant. Physiol. 1984, 75, 125–130.

Ladonne, F. – Agrophysiologie du pois proteagineux. Paris, 1994, 129–138.

Lambert, R.G., Linck, A.J. – Plant. Physiol. 1958, 33, 347–350.

Larne, T.A., Patterson, T.G. – Adv. in Agron. 1981, 34, 15–38.

Larson, L.A., Beevers, H. – Plant. Physiol. 1965, 40, 424–432.

Lawrie, A.C., Wheeler, C.T. – New Phytol. 1974, 73, 1119–1127.

Leblond, S. ş.a. – Biol. Plant. 1969, 11, 417–423.

Lecoeur, J. – These de doctorat Ecole Nationale Superieure Agronomique. Montpellier, 1994.

Lecoeur, J. – Agrophysiologie du pois proteagineux. Paris, 1994, 13–20.

LeDeunff, Y., Rachidian, Z. – J. Exp. Bot. 1988, 39, 1221–1230.
Lee, G.J. ş.a. – J. Biol. Chem. 1995, 270, 10432–10438.
Lejeune-Henaunt, I., Wery, J. – Agrophysiologie du pois proteagineux. Paris, 1994, 139–144.
Lenne, C., Douce, R. – Plant. Physiol. 1994, 105, 1255–1261.
Leopold, A.C., Guernsey, F.S. – J. Exp. Bot. 1954, 41, 181–185.
Leshem, Y.Y. ş.a. – Plant. Physiol. 1984, 75, 329–335.
Lie, T.A. – Plant. Soil. 1969, 31, 391–406.
Lie, T.A. – Plant. Soil. 1971, 34, 751–752.
Lobreaux, S., Briat, J.F. – Biochem. J. 1991, 273, 601–606.
Lovell, P.H. – Physiol. Plant. 1969, 22, 506–515.
Lovell, P.H., Lovell, P.J. – Physiol. Plant. 1970, 23, 316–322.
Magnus, V. ş.a. – Phytochemistry. 1997, 46, 675–681.
Mapson. L.W., Moustafa, E.M. – Biochem. J. 1957, 62, 248.
Martin M.J. ş.a. – Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1997, 94, 8907–8911.
Martin, I. ş.a. – Crop Sci. 1994, 34, 1576–1583.
Matherson, N.K., Richardson, R.H. – Phytochem. 1976, 15, 887.
Matsumoto, H. ş.a. – Mineral Nutrition of Plants. Sofia, 1979, 171–194.
Mayer, A.M., Shain, Y. – Science. 1968, 162, 1283–1284.
Mayer, A.M., Shain, Y. – Ann. Rev. Plant. Physiol. 1974, 25, 167.
Mayer, A.M., Poljakoff-Mayber, A. – The germination of Seed. Oxford, New York, Toronto, Sydney, Paris, Frankfurt, 1982.
McIntyre, G.I. – Nature, Londra, 1971, 230, 87–88.
Melikova, O.F., Gulieva, E.D. – Mineral Nutrition of Plants. Sofia, 1979, vol. II, 144–147.
Minchin, F.R., Pate, J.S. – J. Exp. Bot. 1973, 24, 159–271.
Mitchell, D.J. ş.a. – Science,1951, 114, 159–161.
Mitchell, D.J., Bidwell, R.G. – Can. J. Bot. 1970, 48, 2001–2007.
Monma, M. ş.a. – Biosci. Biotechnol. Biochem. 1992, 56, 1036–1040.
Moore, T.C., Bonde, E.K. – Plant. Physiol. 1962, 37, 149–153.
Moore, T.C. – Nature, Londra, 1965, 206, 1065–1066.
Moran, J.F. ş.a. – Planta. 1994, 194, 346–352.
Morel, C., Ney, B. – Agrophysiologie du pois proteagineux. Paris, 1944, 185–192.
Morosi, Y., Bewley, J.D. – Plant. Physiol. 1980, 66, 637–640.
Mufert, I.C. – Heredity. 1971, 26, 243–257.
Mulder, E.G. – Plant. Soil. 1948, 1, 94–119.
Mulder, E.G. ş.a. – Plant. Soil. 1959, 10, 319–334.

Munier-Jolain, N.G., Ney, B. – Agrophysiologie du pois proteagineux. Paris, 1994, 111–119.

Nakano, M., Asahi, T. – Plant. Cell Physiol. Tokyo,14, 1205–1208.

Neuburger, M. ş.a. – J. Bilko. Chem. 1996, 271, 9466–9472.

Ney, B. ş.a. – Crop Sci. 1993, 33, 267–270.

Ney,B., Turc, O. – Agrophysiologie du pois proteagineux. Paris, 1994, 27–34.

Ney, B. – Agrophysiologie du pois proteagineux. Paris, 1994, 39–48.

Ney, B. ş.a. – Crop Sci. 1994, 34, 141–146.

Ney, B., Dumoulin, V. – Agrophysiologie du pois proteagineux. Paris, 1994, 229–238.

Ney, B., Turc, O. – Crop Sci. 1993, 33, 510–514.

Nomura, T. ş.a. – Plant. Physiol. 1977, 113, 31–37.

Nougarede, A., Rondet, P. – C.R. Acad. Sci. Paris. serie D, 1973, 277, 997–1000.

Oghogorie, C.G. – Ph. D. Thesis. Univ. Belfast. 1971.

Oghogorie, C.G., Pate, J.S. – în Biological Nitrogen Fixation in Natural and Agricultural Habitats. Lie şi Mulder edit. Haga, 1971, 151–161.

Pastori, G.M., del Rio, L.A. – Plant. Physiol. 1997, 113, 411–418.

Pate, J.S. – Aust. J. Biol. 1958, 11, 361–381.

Pate, J.S. – Soil Biol. Biochem. 1973, 5, 109–120.

Pate, J.S., Flinn, A.M. – J. Exp. Bot. 1973, 24, 1090–1099.

Pate, J.S. ş.a. – Planta. Berlin, 1974, 120, 229–243.

Pate, J.S. – în Crop Physiology. Evans edit. Cambridge, 1975, 111–224.

Pate, J.S. – în The physiology of garden pea. Sutcliffe şi Pate edit. Londra, New York, 1977, 344–383.

Perez-Amador, M.A. ş.a. – Plant. Physiol. 1996, 110, 1177–1186.

Pernollet, J.C. – Phytochemistry. 1978, 17, 1473.

Qebedeaux, B., Chalet, R. – Plant. Physiol. 1975, 55, 745–748.

Reid, J.S., Meier, H. – Planta, Berlin, 1972, 112, 301–308.

Roberts, E.H., Roberts, D.L. – în Variability of seeds. Roberts edit. Londra, 1972.

Rodrigo, M.J. ş.a. – Planta. 1997, 201, 446–455.

Roponen, I.E. ş.a. – Physiol. Plant. 1970, 23, 1198–1205.

Ryan, C. – Ann. Rev. Plant. Physiol. 1973, 24, 173.

Sahulka, J. – Mineral Nutrition of Plants. Sofia, 1979, 71–80.

Salter, P.J., Drew, D.H. – Nature, Londra, 1965, 206, 1063–1064.

Shain, Y., Mayer, A.M. – Physiol. Plant. 1968, 21, 765–776.

Shiraishi, T. ş.a. – Plant. Cell Physiol. 1992, 33, 663–667.

Silsbury, H. – Field Crops Res. 1990, 24, 173–188.
Simon, E.V., Harun, R.M. – J. Exp. Bot. 1973, 23, 1076–1085.
Smillie, R.M. – Plant. Physiol. 1962, 37, 716–721.
Smith, D.L., Flinn, A.M. – Planta. Berlin, 1967, 74, 72–85.
Smith, D.L. – Ann. Bot. 1974, 37, 795–804.
Solomos, T. ş.a. – Canad. J. Biochem. 1972, 50, 725.
Sorokin, H., Sommer, A.L. – J. Bot. 1940, 27, 308–318.
Souci, S.W., Fachmann, W. şi *Kraut, H.* – Food Composition and Nutrition. Stuttgart, 1981.
Sparrow, S.D. ş.a. – Agron. J. 1995, 87, 34–41.
Speer, M., Kaiser, W.M. – Plant. Physiol. 1991, 97, 990–997.
Spragg, S.P., Yemm, E.V. – J. Exp. Bot. 1959, 10, 409.
Sprent, J.I. ş.a. – în World crops: cool season food legumes. Sumerfield edit. Dordrecht, 1988, 801–810.
Stanfield, B. ş.a. – Cann. J. Sci. 1966, 46, 195–203.
Stanfield, B. ş.a. – Can. J. Plant. Sci. 1966, 46, 195–203.
Summerfield, R.J., Roberts, E.H. – World crops: cool season food legumes. Dordrecht, 1988, 911–922.
Swain, R.R., Dekker, E.E. – Plant. Physiol. 1969, 44, 319–325.
Talbott, L.D., Ray, P.M. – Plant. Physiol. 1992, 98, 357–368.
Tanada, T., Vinten-Johansen, C. – Plant. Cell Environ. 1980, 3, 127–130.
Tricot-Pellerin, F. – Agrophysiologie du pois proteagineux. Paris,. 1994, 75–87.
Truong, N.H., Duthon, C. – Ann. Bot. 1993, 72, 133–142.
Turc, O., Ney, B. – Agrophysiologie du pois proteagineux. Paris, 1994, 171–178.
Turner, J.F. ş.a. – Aust. J. Biol. Sci. 1957, 10, 407–413.
Turner, D.L. ş.a. – Plant. Physiol. 1965, 40, 1146.
Turner, J.F., Turner, D.H. – Ann. Rev. Plant. Biol. 1975, 26, 159.
Van Huizenn, C. ş.a. – Plant. Physiol. 1996, 112, 53–59.
Van Staden, J. – Physiol. Plant. 1973, 28, 222.
Vilson, S.B., Bonner, W.D. – Plant. Physiol. 1971, 48, 340.
Virtanen, A.I., Berg, A.M. – Acta Chem. Scand. 1954, 8, 1089–1090.
Wellaum, G.E. ş.a. – J. Exp. Bot. 1997, 48, 643–645.
Wenzel, M. ş.a. – Biol. Chem. Hoppe Seyler. 1993, 374, 887–894.
Werner, D. – în Biological Nitrogen Fixation. Stacey, Buris şi Evans edit. Londra, 1992, 399–432.
Xue, L. ş.a. – Plant. Physiol. 1997, 113, 549–557.

Yoo, B.Y. – J. Cell Biol. 1970, 45, 158–171.
Yomo, H., Varner, J.E. – Plant. Physiol. 1973, 51, 708–713.
Zanoschi,V., Toma, C. – Morfologia şi anatomia plantelor cultivate. Bucureşti, 1985.
Zhu, Y.X. ş.a. – Plant. Physiol. 1991, 97, 26–33.
Zhu, Y.X., Davies, P.J. – Plant. Physiol. 1997, 113, 631–637.

BCU IASI CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

Capitolul 5
PHASEOLUS VULGARIS L. (FASOLEA)

Această specie este cultivată atât pentru păstăi, cât şi pentru seminţele care sunt bogate în substanţe nutritive.

Păstăile nematurate au un conţinut mare de apă (88–91 %), o valoare energetică redusă (143 kJ/100 g produs edibil) şi un conţinut mai ridicat în acid ascorbic. După Souci, Fachman şi Kraut (1981), seminţele uscate de fasole au un conţinut de apă de 11–12 % şi o valoare energetică ridicată: 1 471 kJ/100 g parte edibilă. Această valoare energetică mare se datoreşte conţinutului ridicat de glucide (47,0–58,1 %) şi de proteine (20,0–23,7 %).

5.1. Fiziologia germinării seminţelor

Seminţele de fasole au forme foarte diferite faţă de modelul de bază: reniform, iar culoarea variază de la alb, galben, roşu până la negru şi cafeniu, având diferite nuanţe şi pete.

Mărimea seminţelor, exprimată prin diametrul mare, variază între 4 şi 20 mm. Soiurile cu seminţe mici au masa medie a 100 seminţe sub 200 g, cele mijlocii între 200 şi 400 g şi cele mari au masa medie peste 400 g.

Pe partea uşor scobită a seminţelor se observă hilul care reprezintă locul de fixare a ovulului prin funicul, iar de o parte şi de alta se observă micropilul şi chalaza.

Seminţele de fasole sunt de tip exalbuminat. La exterior se găseşte tegumentul, iar la interiorul seminţei, embrionul format din rădăciniţă, hipocotil, muguraş şi cele două cotiledoane. În celulele parenchimatice ale cotiledoanelor se disting amiloplastele care conţin granule de amidon de formă elipsoidală şi proteine sub formă de aleuronă amorfă.

La alcătuirea tegumentului seminal participă cele două straturi de celule îngroşate ale testei, respectiv stratul palisadic, stratul mosor şi 9–10 straturi de celule comprimate, cu pereţii subţiri, care în timpul imbibiţiei îşi măresc volumul, venind în atingere cu epiderma cotiledonului. Tegumentul conţine 58,7–65,0 % celuloză şi 1,4–1,9 % lignină (Srisuma ş.a., 1991).

Seminţele de fasole au o longevitate mare. După 20 de ani de păstrare, facultatea germinativă este de 20 % (Bewley şi Black, 1982). Seminţele apte pentru germinat trebuie să aibă o facultate germinativă de cel puţin 80 %, care se poate menţine timp de 3–5 ani (Bîlteanu şi Bîrnaure, 1989).

Temperatura minimă pentru germinarea seminţelor de fasole este de 8–10 °C, iar răsărirea are loc după 10–12 zile. La temperatura de 32 °C, procesul de germinare a seminţelor este inhibat în proporţie de 11 % comparativ cu temperatura de 25 °C (Lin şi Markhart, 1996). White şi Montes (1993) au constatat că temperatura de bază pentru germinarea seminţelor de fasole este de 8 °C şi nu diferă la 20 de genotipuri studiate, iar temperatura optimă variază între 29 şi 34 °C.

Creşterea adâncimii de semănat la 50–75 mm a determinat întârzierea răsăritului plantulelor în cazul în care temperaturile au fost scăzute (15 °C) sau ridicate (35 °C). La temperaturi intermediare, cuprinse între 20 şi 30 °C, nu s-au constatat diferenţe semnificative în ceea ce priveşte perioada de răsărit, în cazul în care adâncimea de semănat a variat între 25 şi 75 mm (Scully şi Waines, 1988).

Permeabilitatea testei seminţelor uscate pentru oxigen este mică, deoarece în lipsa spaţiilor intercelulare difuzia acestui component gazos se face prin celule. Coeficientul de difuzie a oxigenului prin apă este foarte scăzut şi anume de 10^{-4} (Come şi Tissaoni, 1973). Din această cauză penetrarea oxigenului în sămânţă se face cu dificultate şi proporţia redusă de oxigen din interiorul acesteia constituie unul din factorii care contribuie la menţinerea stării de repaus vegetativ seminal.

Integritatea membranelor plasmatice din seminţele uscate este deteriorată şi din această cauză în medii umede are loc pierderea de electroliţi şi alte substanţe solubile (Bewley şi Black, 1982). Matthews şi Bradnock (1968) au constatat existenţa unei corelaţii negative între capacitatea de germinare a seminţelor şi pierderea de electroliţi. Astfel, germinarea seminţelor este cu atât mai bună, cu cât pierderea de electroliţi este mai mică, adică cu cât permeabilita-

tea membranelor plasmatice este mai redusă, reţinând substanţele solubile în celule.

Integritatea membranelor plasmatice se reface după 1–2 zile de imbibiţie a seminţelor, iar ritmul de difuzie a substanţelor solubile spre soluţia solului scade ca intensitate.

Prezenţa canalelor pentru apă (acvaporin) poate să îmbunătăţească transportul apei prin plasmalema şi tonoplastul seminţelor în curs de germinare (Murel ş.a.,1997). Aceste canale participă la reglarea osmotică a celulei.

Seminţele de fasole conţin fitocrom, care poate induce sinteza gliceraldehid-3-fosfat dehidrogenazei. În prezent se cunoaşte faptul că fitocromul induce sinteza a circa 60 de enzime sau reglează activitatea acestora (Sebaneck,1992). Fitocromul poate acţiona la nivelul procesului de transcripţie sau translaţie, determinând sinteza enzimelor implicate în procesul de germinare.

Bialek ş.a. (1992) au precizat că după două zile de germinare a seminţelor de fasole are loc biosinteza auxinei din triptofan sau din IAA-conjugaţii acumulaţi în cotiledoanele seminţelor mature.

Giberelinele reprezintă principalele substanţe hormonale de creştere, implicate în procesul de germinare a seminţelor. Seminţele imature de fasole conţin GA_1, GA_4, GA_5, GA_6, GA_8, GA_{37} şi GA_{38}, în timp ce seminţele mature conţin: GA_1, GA_8, GA_8-glucozid şi esteri glucozidici cu GA_1, GA_3, GA_4 şi GA_{38} (Durley şi McMillan, 1971).

Acidul abscisic, principala substanţă inhibitoare de creştere din seminţe, determină diminuarea sintezei acizilor nucleici din tulpiniţa embrionului de fasole (Walbot ş.a., 1975). Germinarea seminţelor este însoţită de scăderea conţinutului acestora în acid abscisic. După 60 de minute de imbibiţie, s-a constatat iniţierea procesului de sinteză a ARNt (Walbot, 1972). Nu s-a putut preciza însă dacă acest ARNt este implicat în primele etape ale biosintezei proteinelor, dar ARNm conservat în sămânţa uscată poate codifica toate proteinele sintetizate "de novo", înainte de germinare.

Conţinutul total de ARNm din tulpiniţa embrionului de fasole rămâne constant în primele 15 ore de imbibiţie. După 18–25 ore are loc creşterea conţinutului de ARNm, această etapă corespunzând cu iniţierea diviziunii celulare a tulpiniţei şi cu creşterea hipocotilului.

Celulele din cotiledoanele seminţelor uscate de fasole conţin ribozomi, iar hidratarea celulelor nu numai că induce formarea poliribozomilor, dar determină şi redistribuirea acestora (Bewley şi Black, 1982). Poliribozomii se formează după câteva zile de la imbibiţia se-

minţelor şi sunt asociaţi cu reticulul endoplasmatic rugos, fiind capabili să biosintetizeze protein-enzimele implicate în procesul de germinare.

Activitatea enzimei aminoacil-ARNt sintetază scade în cotiledoane, nu se modifică evident în tulpiniţă şi creşte după câteva zile de la imbibiţia seminţelor în muguraş şi radiculă (*Fig. 5.1.*). Se apreciază că enzimele din sămânţa uscată sunt suficiente pentru aminoacilare, înainte ca germinarea să fie vizibilă. Intensificarea activităţii acestei enzime este necesară numai în faza de creştere a plantulei, iar diminuarea activităţii în cotiledoane este corelată cu senescenţa acestora (Anderson şi Fowden, 1969).

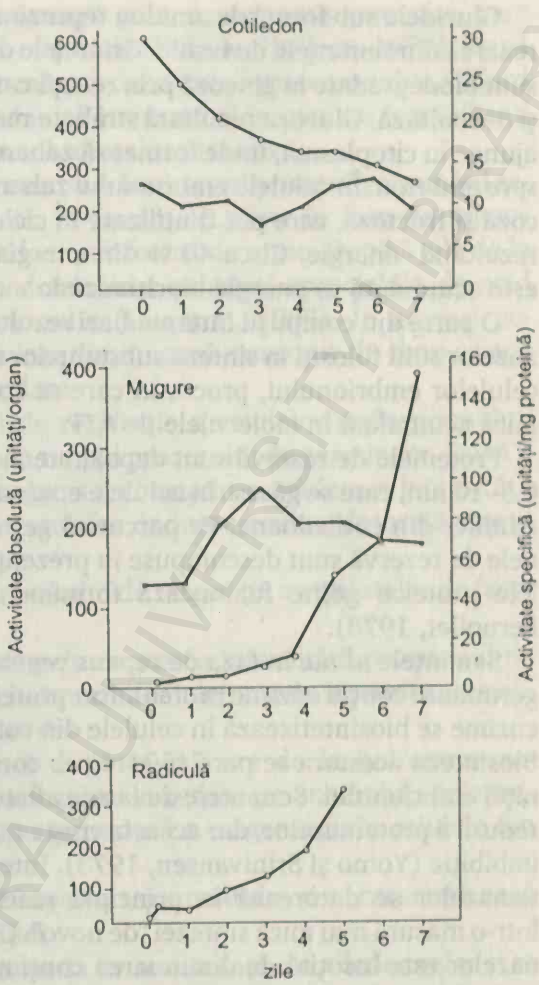

Fig. 5.1. Activitatea aminoacil-ARNt sintetazei din diferite organe ale seminţei de fasole imbibate (Anderson şi Fowden, 1969)

Activitatea enzimei α-galactozidază este intensă în embrionul seminţelor de fasole aflate în stare de repaus şi redusă în cotiledoane. După imbibiţie, activitatea acestei enzime scade în tulpiniţa embrionului şi creşte în cotiledoane (Lechevallier, 1960). Activitatea enzimei glutamic decarboxilază scade în seminţele senescente, dar creşte foarte mult în seminţele neviabile (Woodotock şi Crabe, 1967). Semnificaţia acestei modificări nu este cunoscută.

Glucidele sub formă de amidon reprezintă principala substanţă de rezervă din seminţele de fasole. Granulele de amidon din amiloplaste sunt biodegradate la glucoză prin reacţii catalizate de α- şi β-amilaze şi de maltază. Glucoza rezultată străbate membrana amiloplastului şi ajunge în citoplasmă, unde formează zaharoza care este transportată spre embrion. În celulele embrionului zaharoza este degradată la glucoză şi fructoză, care pot fi utilizate în ciclul glicolitic şi ciclul Krebs rezultând energie. Circa 40 % din energia produsă în acest proces este acumulată ca energie biochimică în moleculele de ATP.

O parte din compuşii intermediari rezultaţi din biodegradarea hexozelor sunt folosiţi în sinteza substanţelor necesare pentru creşterea celulelor embrionului, proces în care se consumă şi energia biochimică acumulată în moleculele de ATP.

Proteinele de rezervă sunt depozitate în vezicule cu diametrul de 0,5–10 nm, care se găsesc în celulele epidermice şi ale parenchimului amilifer din cotiledoane. Pe parcursul germinării seminţelor proteinele de rezervă sunt descompuse în prezenţa proteazelor, iar veziculele proteice golite fuzionează formând vacuole (Ashton, 1976; Pernollet, 1978).

Seminţele aflate în faza de repaus vegetativ, cât şi cele în curs de germinare conţin enzime proteolitice: proteinaze şi peptidaze. Aceste enzime se biosintetizează în celulele din cotiledoane şi sunt solubile. Biosinteza acestora se pare că este sub controlul hormonal al tulpiniţei embrionului. Seminţele de fasole aflate în repaus au o activitate redusă a proteinazelor, dar aceasta creşte marcant la câteva zile după imbibiţie (Yomo şi Srinivansen, 1973). Intensificarea activităţii proteinazelor se datorează în principal reactivării acestor enzime şi într-o măsură mai mică sintezei "de novo". Creşterea activităţii proteinazelor este însoţită de diminuarea conţinutului în azot proteic din cotiledoane.

Veziculele proteice din cotiledoanele seminţelor de fasole aflate în repaus vegetativ conţin numeroase enzime: carbopeptidaze, α-manozidază şi N-acetil-β-carboxipeptidază (catalizează hidroliza glucozaminelor). Endopeptidazele sunt considerate de Chrispeels, Baumgartner şi Haris (1976) drept enzimele limitatoare ale procesului de proteoliză. Hidroliza substanţelor proteice începe de la celulele din centrul cotiledoanelor şi evoluează spre cele de la periferie.

Biodegradarea proteinelor din veziculele proteice are loc numai după imbibiţia seminţelor, iar aminoacizii rezultaţi străbat membrana veziculelor şi ajung în citoplasmă. După 15 minute de la imbibiţia

seminţelor, aminoacizii formează prin dezaminare cetoacizi, care sunt utilizaţi în procesul de respiraţie (Collins şi Wilson, 1972). După trecerea a 30 până la 60 de minute de la imbibiţia seminţelor, Gillard şi Walton (1973) au constatat că aminoacizii formaţi au fost utilizaţi în procesul de biosinteză a substanţelor proteice.

Un aspect interesant îl constituie formarea în timpul germinării seminţelor a acidului malonic. În seminţele aflate în faza de repaus acest acid a fost identificat doar sub formă de urme. După 5 zile de la imbibiţia seminţelor, s-au determinat cantităţi apreciabile de acid malonic în tulpiniţa embrionului (Duperon, 1960). În aceeaşi perioadă acidul citric din seminţe diminuează cantitativ, în timp ce acidul malic prezintă o acumulare.

Intensitatea procesului de respiraţie a celulelor endospermului, cât şi a embrionului creşte în timpul procesului de germinare. După 7 zile de la imbibiţia seminţelor, s-a constatat o scădere a intensităţii procesului de respiraţie a celulelor endospermului, datorată morţii treptate a acestora.

Dinamica intensităţii procesului de respiraţie a seminţelor de fasole prezintă 4 faze:

Faza 1 se caracterizează prin creşterea intensităţii procesului de respiraţie, determinată de hidratarea celulelor şi de intensificarea activităţii enzimelor respiratorii.

Faza a 2-a se manifestă după 10–15 ore de la hidratarea seminţelor şi se caracterizează printr-o respiraţie anaerobă, determinată de penetrarea în proporţie redusă a oxigenului, în celulele din seminţe.

Faza a 3-a are loc după ruperea tegumentului şi se caracterizează prin intensificarea respiraţiei.

Faza a 4-a are loc în perioada de senescenţă a cotiledoanelor şi se caracterizează prin diminuarea intensităţii procesului de respiraţie.

În timpul germinării seminţelor de fasole, cotiledoanele sunt împinse deasupra solului de către hipocotil (creştere hipogee), devin verzi şi formează primele organe asimilatoare (*Fig. 5.2.*). Răsărirea are loc după 10–12 zile, dacă temperetura şi umiditatea solului sunt corespunzătoare.

Gomez ş.a. (1995) au constatat că fluidul extracelular din hipocotilul plantelor de fasole conţine endopeptidaze. Numeroase polipeptide din pereţii celulari pot fi biodegradate de protează, iar polipeptidele existente în fluidul extracelular cu greutatea moleculară de 35, 39, 40 şi 50 kDa şi cele nou-formate cu greutatea molecu-

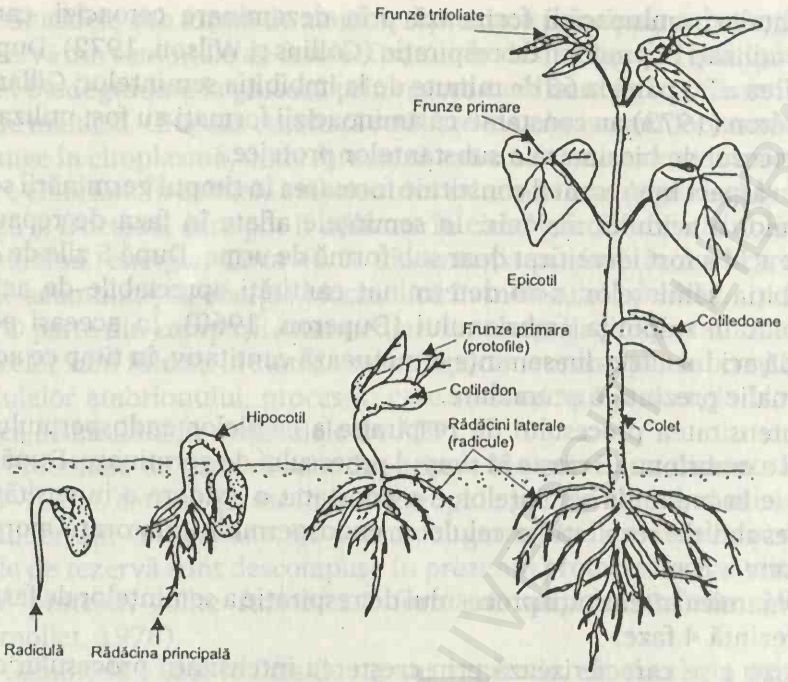

Fig. 5.2. Etapele de creştere a plantulei de fasole

lară de 61, 70 şi 75 kDa pot fi biodegradate mai uşor în timpul extensiei cotiledonului (Gomez ş.a., 1995).

Gocol ş.a. (1991) au constatat că decapitarea plantulelor de fasole, soiul *Tender Green*, în vârstă de două săptămâni, a determinat scăderea concentraţiei de auxine cu 30–70 %, faţă de plantulele nedecapitate. Concomitent s-a determinat o reducere semnificativă a concentraţiei de acid **abscisic** din plantulele decapitate.

5.2. Fiziologia creşterii plantulelor

Scully şi Wallace (1990) au analizat 112 soiuri de fasole, care s-au caracterizat prin următorii indicatori:

- durata perioadei de la semănat la înflorit: 25–66 zile;
- durata perioadei de la semănat la depozitarea asimilatelor în păstăi: 44–83 zile;
- durata perioadei de la semănat la maturitate: 70–133 zile;
- producţia: 81–587 g/m^2;
- biomasa: 270–1.087 g/m^2.

Rădăcina se formează din radicula embrionului, care străbate tegumentul seminal şi ajunge în sol, unde formează numeroase radicule la adâncimea de 0–25 cm. În primele etape ale procesului de creştere, rădăcina este pivotantă, ajungând până la 60–140 cm adâncime, iar ulterior, prin formarea de rădăcini laterale, devine fasciculată, extinzându-se pe o rază de 30 cm.

Creşterea rădăcinilor se desfăşoară în perioada cuprinsă între germinarea seminţelor şi formarea păstăilor. Rădăcinile care îmbătrânesc se suberifică şi nu mai sunt funcţionale. Caracteristicile rădăcinilor au importanţă majoră în determinarea răspunsului la factorii de stres din sol.

Rădăcinile tinere formează simbioze cu bacteria *Rhizobium phaseoli*. Temperatura maximă a solului la care se poate realiza nodularea este de 38 °C, iar pentru fixarea azotului molecular este de 32 °C (Hernandez-Armenta ş.a., 1989).

Celulele din rădăcinile plantelor de fasole răspund la acest proces de infecţie prin eliminarea de exudate ce conţin molecule-semnal reprezentate de daidzeină şi cumasterol (Dakova ş.a., 1993). Bolanos-Vasquez şi Werner (1997) au identificat şase flavonoizi: daidzeină, cumasterol, naringenină, genisteină, liquiritigenină şi isoliquiritigenină. Aceste substanţe au indus activitatea β-galactozidazei în *Rizobium leguminosarum biovar phaseoli*.

Bacteriorizele sunt situate mai ales spre extremităţile radicelelor, pe rădăcinile mai subţiri. Infecţia se realizează după formarea perişorilor absorbanţi, iar creşterea nodozităţilor este însoţită de creşterea activităţii nitrogenazei.

Numărul nodozităţilor de la o plantă este cu atât mai mare, cu cât solul este mai sărac în azot. Wolff ş.a. (1995) au constatat că numărul nodozităţilor este corelat negativ cu conţinutul de poliamine (spermină, spermidină, putresceină) şi pozitiv cu conţinutul în tanin al rădăcinilor.

Temperatura ridicată a solului (35–40 °C) reduce activitatea nitrogenazei şi stimulează sinteza a 14 proteine de şoc termic în soiurile rezistente şi a 6 proteine în cele sensibile (Michiels ş.a., 1994). Activitatea nitrogenazei din zona situată în vârful rădăcinii scade în mod evident în perioada de depozitare a substanţelor de rezervă în păstăi. Procesul de respiraţie are o dinamică similară, dar intensitatea este mai mică (Vikman şi Vessey, 1993). Conţinutul de glucoză, fructoză şi zaharoză din nodozităţi nu se modifică semnificativ în pe-

rioada de depozitare a substanţelor de rezervă în păstăi, dar se reduce activitatea nitrogenazei.

Vassileva ş.a. (1997) au precizat că pH-ul scăzut al solului are o influenţă negativă asupra numărului nodozităţilor, greutăţii proaspete şi uscate şi activităţii nitrogenazei.

Prin fixarea azotului molecular din atmosferă de către bacterii se pot acumula circa 65 kg N/ha (Zanoschi şi Toma, 1985) până la 80–120 kg N/ha (Bîlteanu şi Bîrnaure, 1989).

Du Bois şi Burris (1984) au precizat că azotul fixat de către bacteriile din nodozităţi în faza de înflorire – fructificare este transportat în flori şi în fructe şi doar 10 % ajunge în frunze, în timp ce azotul nitric şi amoniacal absorbit prin rădăcini este translocat spre frunze şi doar 15 % din această cantitate ajunge în flori şi fructe. Autorii conchid că în perioada de umplere a seminţelor, azotul molecular fixat în bacteriorize aprovizionează direct fructele şi seminţele.

Rădăcinile plantelor de fasole formează cu ciupercile din genul *Glomus* micorize vezicular-arbusculare. După 25 de zile de la instalarea micorizelor, în rădăcini nu s-au identificat reacţii de apărare prin modificări evidente ale fenilalaninamoniu liazei, chitinazei, glucanazei şi ale glicoproteinelor bogate în prolină (Blee şi Anderson, 1996).

În procesul de asimilare a nitraţilor are loc reducerea acestora la nitriţi şi apoi la azot amoniacal, în prezenţa nitrat şi nitritreductazei. Amoniul şi glutamina, în prezenţa glutamin sintazei, formează amida glutamină, care reprezintă una din formele de transport a azotului, în plantele de fasole. Glutamin sintaza a fost identificată, de Datta ş.a. (1991), în rădăcini, nodozităţi, tulpină, precum şi în citoplasma şi cloroplastele celulelor din frunze. Activitatea glutamin sintazei a fost identificată înainte de începerea fixării azotului molecular, respectiv înainte de a fi identificată activitatea nitrogenazei (Padilla ş.a., 1987).

Procesul de reducere a nitraţilor are loc în rădăcini şi în frunze, unde a fost identificată o genă structurală Nil care codifică nitritreductaza şi două gene: NR 1 şi NR 2 care codifică nitratreductaza (Sander ş.a., 1995).

Tulpina plantelor de *Phaseolus vulgaris convar. nanus* are înălţimea de 30–50 cm şi prezintă numeroase ramificaţii. La plantele de *Phaseolus vulgaris convar. vulgaris* tulpina este volubilă, are înălţimea de 3–4 m şi este puţin ramificată. Tulpinile sunt cilindrice la bază şi hexagonale spre vârf şi sunt acoperite cu perişori.

La temperaturi coborâte (12 °C) nu există o corelaţie între ritmul de formare a nodurilor şi durata fotoperioadei. La temperaturi ridicate (23 °C), mărirea duratei fotoperioadei de la 14 ore la 16 ore, cât şi creşterea temperaturii de la 17 °C la 23 sau la 29 °C a sporit ritmul de formare a nodurilor la plantulele de fasole (Yourstone şi Wallace, 1990).

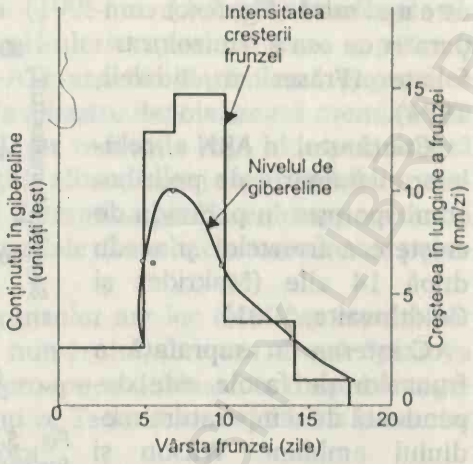

Fig. 5.3. Creşterea frunzelor de fasole şi conţinutul în gibereline (Sebaneck ş.a.,

Smith ş.a. (1994) au constatat că în procesul de lignificare sunt implicate enzimele fenilalaninamoniu liază şi cumarat 4-hidroxilază, care se acumulează în celulele din jurul metaxilemului, constituind furnizori ai compuşilor fenilpropanoizi. Fenilalaninamoniu liaza a fost identificată în citosol sau asociată cu endomembranele, iar cinamat 4-hidroxilaza este asociată cu membranele şi mai ales cu veziculele golgiene. Peroxidazele au fost identificate în xilem şi în lamela mediană.

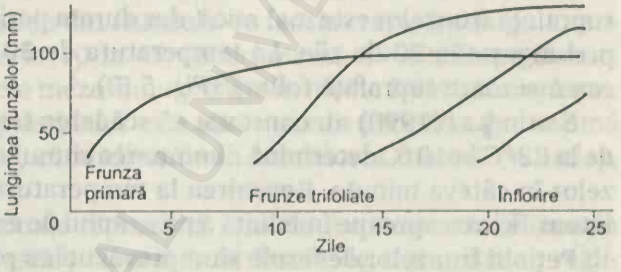

Fig. 5.4. Creşterea frunzelor de fasole în lungime (Fraser şi Bidwell, 1974)

Frunzele se formează după 14–32 zile de la semănat (Geiger ş.a., 1989). Acestea pot fi: frunze cotiledonale, frunze simple: protofilele sau trifoliate şi alterne: metafilele. Foliolele metafilelor sunt ovate, rotunjite la bază şi păroase.

Creşterea frunzelor de fasole este stimulată de gibereline. Astfel, Sebaneck ş.a. (1983) au constatat că intensitatea maximă a creşterii frunzelor în lungime corespunde cu conţinutul maxim de gibereline al acestora (*Fig. 5.3.*). Lungimea protofilelor şi perioada de creştere

este mai mică (*Fig. 5.4.*) comparativ cu cea a frunzelor trifoliate (Fraser şi Bidwell, 1974).

Conţinutul în ARN al celulelor şi numărul de poliribozomi sporeşte în perioada de creştere a frunzelor şi scade după 14 zile (Makrides şi Goldthwaite, 1981).

Creşterea în suprafaţă a frunzelor de fasole este dependentă de temperatura mediului ambiant. Wilson şi Ludlow (1968) au precizat că temperatura optimă pentru creşterea frunzelor variază între 25 şi 30 °C. La temperatura de 20 °C suprafaţa frunzelor este mai mică, dar durata perioadei de creştere se prelungeşte la 20 de zile. La temperatura de 30 °C se înregistrează cea mai mare suprafaţă foliară (*Fig. 5.5.*).

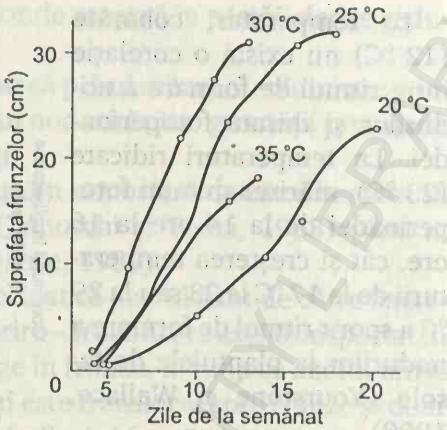

Fig. 5.5. Creşterea frunzelor de fasole în funcţie de temperatură (Willson şi Ludlow, 1986)

Sattin ş.a. (1990) au constatat că scăderea temperaturii rădăcinii de la 23 °C la 10 °C determină diminuarea ritmului de extensie a frunzelor în câteva minute. Revenirea la temperatura iniţială determină intensificarea aproape imediată a procesului de extensie a frunzelor.

Peţiolii frunzelor de fasole sunt prevăzuţi cu pulvinule care reprezintă structurile în care se realizează **mişcările fotonastice**. Aceste modificări sunt determinate de receptorul pentru radiaţiile albastre care induce modificări de turgescenţă în celulele pulvinulelor şi sunt dependente de transportul ionilor prin membranele plasmatice ale zonelor flexoare şi extensoare ale pulvinulelor. Mişcarea heliotropă a frunzelor de fasole este influenţată de conţinutul în apă al solului, temperatura aerului şi de densitatea fluxului de fotoni (Fu şi Ehleringer, 1991). Creşterea volumului celulelor extensoare necesită Ca^{2+} în mediul ambiant. Adăugarea ionoforului pentru calciu A 23187 a determinat dilatarea celulelor şi la întuneric. Se pare că lumina determină deschiderea canalelor pentru calciu, acumularea acestui ion în citoplasmă şi hidroliza fosfatidilinozitolului, care induce un semnal pentru transportorii de ioni (Mayer ş.a., 1997).

Celulele din pulvinule conţin cloroplaste şi pigmenţi, iar expunerea la lumină determină deepoxidarea violaxantinei la zeaxantină

(Koller ş.a., 1995). Okazaki ş.a. (1995) au constatat că radiaţiile albastre determină alcalinizarea pH-ului extracelular, care ar putea fi determinată de inactivarea H^+–ATP-azei din plasmalemă. Expunerea timp de 30 secunde la radiaţiile albastre depolarizează membranele celulelor motoare din pulvinul, iar radiaţiile roşii hiperpolarizează membranele. Se crede că radiaţiile albastre prin efectul inhibitor asupra activităţii proton-ATP-azei determină pierderea componentului electrogen al proteinelor membranale din celulele motoare ale pulvinului (Nishizaki, 1992).

Concomitent cu creşterea frunzelor are loc formarea stomatelor (Solarova, 1973) şi creşterea numărului acestora. După Solarova (1973), lungimea stomatelor aproape se dublează în timpul ontogenezei frunzelor primare, în timp ce Tschakalova (1976) a constatat creşteri mici în lungimea acestora.

Densitatea stomatelor pe mm^2 pe faţa adaxială şi abaxială este de 170 şi, respectiv, 990, la frunzele în vârstă de 8 zile, şi de 60 şi, respectiv, 500, la cele în vârstă de 30 de zile (Solarova, 1973).

Numărul de plastide din frunzele de fasole creşte în timpul ontogenezei acestora de la 10 la 45 (Wieckowski, 1967). După Haberlandt (1988), celulele mezofilului conţin în medie 30–40 cloroplaste. Rata de creştere a plastidelor este mai mare în perioada de maximă extensie a frunzelor, când diviziunea celulelor a încetat (Whatley, 1980).

Frunzele cotiledonale reprezintă primele frunze verzi. Ele conţin iniţial numai proplastide. Trecerea la forma de cloroplast se realizează în trei faze: plastid înconjurat de reticul endoplasmatic, plastid ameboid şi cloroplast tânăr cu grane incipiente. Cloroplastele se înmulţesc prin diviziune, în prima etapă având loc diviziunea sistemelor membranale (Bewley şi Black, 1986).

După două zile de la ieşirea din sămânţă, cotiledoanele etiolate conţin o proporţie egală de protoclorofilă şi protoclorofilide. După 7 zile, conţinutul cotiledoanelor în protoclorofilă devine predominant (Lancer ş.a.,1975).

După Wieckovski (1969), în evoluţia cloroplastelor din mezofilul frunzei primare de fasole se remarcă următoarele modificări:

- după 4 zile de la semănat, cloroplastele au formă ameboidală, conţin amidon şi plastoglobuli şi începe formarea granelor prin ivaginarea tilacoidei primare;
- după 5 zile de la semănat, cloroplastele sunt mari, elipsoidale, au grane, maximum şase tilacoide şi câteva granule de amidon;

- după 8 zile, cloroplastele sunt aproape mature şi conţin numeroase grane, plastoglobuli şi granule de amidon.

Formarea clorofilei are loc numai în unele părţi ale membranelor tilacoide. Biosinteza acestui pigment urmează o curbă sigmoidă, pe durata a 45 ore de iluminare a frunzelor primare etiolate de fasole (Gyldenholm, 1968). Acumularea unei cantităţi detectabile de clorofilă se realizează după 40 de ore de la imbibiţia seminţelor. În acelaşi timp, conţinutul în caroten al frunzelor cotiledonale creşte timp de 48 de ore, urmat de un declin după 192 ore (Wieckowski, 1961). În cazul frunzelor trifoliate, concentraţia maximă de clorofilă coincide cu realizarea suprafeţei maxime a acestora şi are loc după 14–16 zile de la formarea lor (Makrides şi Goldthwaite, 1981).

Conţinutul în clorofilă a frunzelor de fasole variază în funcţie de vârsta acestora. Astfel, Sestak ş.a. (1975) au precizat că după 7 zile de la formarea lor, frunzele au un conţinut de clorofilă a+b de 0,14 g/m^2, în timp ce frunzele în vârstă de 30 de zile conţin 0,65 g/m^2.

Fotosinteza netă are o dinamică aproape similară cu modificarea suprafeţei foliare. Fotosinteza maximă se realizează când frunzele au 70 % din suprafaţa lor maximă (Catsky ş.a., 1976) şi scade lent până la abscisia frunzelor.

Fotosinteza netă variază în funcţie de vârsta frunzelor şi de temperatură. După Fraser şi Bidwell (1974), fotosinteza netă variază la plantele de fasole între 0,21 şi 0,49 mg CO_2/m^2/s, iar temperatura optimă pentru desfăşurarea acestui proces este de 25 °C (*Fig.5.6.*). Chasompongpan ş.a. (1990) au constatat că expunerea plantulelor de fasole timp de 5 minute la temperatura de 42 °C reduce cu 50–95 % cantitatea de oxigen produsă în fotosinteză, iar la 45 °C producerea de oxigen este anulată complet. Fluorescenţa clorofilei a fost mai puţin sensibilă la acţiunea temperaturii extreme. Prin aclimatizarea plantulelor la temperatura de 37 °C, efectul stresului termic la 42 °C nu s-a manifestat, iar la 45 °C are loc o reducere semnificativă a efectului negativ.

Intensitatea procesului de fotosinteză variază în funcţie de intensitatea luminoasă. Astfel, la o intensitate luminoasă de 3,6 E/m^2/zi, intensitatea fotosintezei este de 10,0 mmol/m^2/s, în timp ce la intensitatea luminoasă de 15,0 E/m^2/zi, este de 21,0 mmol/m^2/zi.

Activitatea ribulozo-1,5-difosfat carboxilazei, enzima "cheie" în procesul de fotosinteză, este intensă în frunzele nou-formate, scade ca intensitate în frunzele în vârstă de 11–18 zile, pentru ca să înregistreze un maximum în ziua a 39-a, de la formarea lor (18

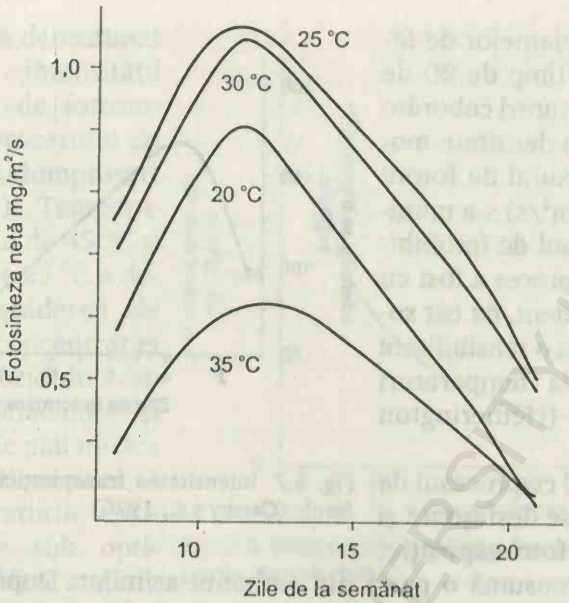

Fig. 5.6. Variaţia fotosintezei nete în funcţie de vârsta frunzelor şi temperatură (Ticha ş.a., 1984)

μmol/s/m^2), care este urmat de un nou declin al activităţii acestei enzime în frunzele bătrâne (Zima ş.a., 1981).

Hennessey şi Field (1991) au constatat că plantele de fasole menţinute în lumină permanentă şi constantă sau în atmosferă cu conţinut constant de dioxid de carbon prezintă oscilaţii zilnice ale fotosintezei. Acestea sunt atribuite de autori ritmului circadian, care în prima etapă a tratamentului nu este influenţat de factorii din mediul ambiant. După Henessey ş.a. (1993), aceste oscilaţii nu se manifestă în cazul procesului de respiraţie.

Îmbogăţirea atmosferei ambiante cu dioxid de carbon (700 μmol/m^2) determină creşterea suprafeţei frunzelor, a grosimii acestora şi a substanţei uscate şi reducerea spaţiilor intercelulare şi a conţinutului de clorofilă.

Modificări mici ale cantităţii de radiaţii ultraviolete determină reducerea suprafeţei foliare şi a substanţei uscate acumulate în organele plantelor de fasole. Plantele expuse la radiaţii ultraviolete în perioada de înflorit şi de depozitare a substanţelor de rezervă (57–79 zile de la semănat) determină menţinerea capacităţii fotosintetice la nivel maxim, precum şi a conţinutului în clorofilă şi în azot din frunze (Deckmin şi Impens, 1995).

În cazul plantelor de fasole expuse timp de 20 de ore la temperaturi coborâte (7 °C) şi la o densitate moderată a fluxului de fotoni (300 μmol/m²/s) s-a manifestat procesul de fotoinhibiţie. Acest proces a fost cu atât mai evident, cu cât soiurile au avut o sensibilitate mai mare la temperaturi coborâte (Hetherington ş.a., 1989).

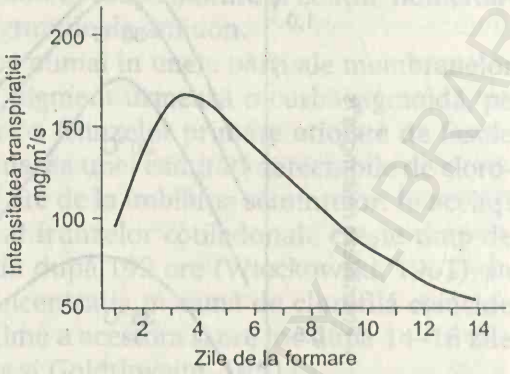

Fig. 5.7. Intensitatea transpiraţiei frunzelor de fasole (Catsky ş.a., 1976)

În paralel cu procesul de fotosinteză se desfăşoară şi procesul de **fotorespiraţie**, în care se consumă o parte din carbonul asimilat. După Ticha ş.a. (1980), în acest proces se consumă 0,10–0,11 mg $CO_2/m^2/s$, iar după Atkin ş.a. (1995), reprezintă 25–30 % din intensitatea respiraţiei totale.

Intensitatea procesului de **transpiraţie** a frunzelor de fasole variază între 100 şi 150 mg $H_2O/m^2/s$, în funcţie de condiţiile mediului ambiant (*Fig.5.7.*). Coeficientul transpiraţiei este cuprins între 400 şi 750 ml/g substanţă uscată.

Intensitatea procesului de transpiraţie a frunzelor este mai mare în primele zile ale formării acestora, scade rapid în primele 20 de zile (Sestak, 1985) şi apoi lent, pe măsură ce se apropie de faza de senescenţă (*Fig. 5.8.*).

Procesul de creştere a plantelor de fasole este influenţat nu numai de temperatură, ci şi de lumină, umiditatea solului şi de nutriţia minerală.

Lumina este principalul factor care condiţionează intensitatea procesului de fotosinteză. Expunerea frunzelor la o densitate a fluxului de fotoni de 1 400 μmol/m²/s determină diminuarea intensităţii procesului de fotosinteză cu 60 %.

Ritmul de creştere a plantelor de fasole la temperatura de 32 °C este mai lent comparativ cu cel determinat la 25 °C. Aceasta se datoreşte reducerii suprafeţei foliare, a rădăcinilor, a ritmului asimilaţiei nete şi a acumulării substanţei uscate (Lin şi Markhart, 1996). Expunerea rădăcinilor şi a tulpinilor la temperaturi ridicate (45 °C), timp

de 5 ore, a determinat reducerea intensităţii procesului de fotosinteză şi a procesului de creştere (Udomprasert ş.a., 1995). Temperatura aerului de 45 °C şi a solului de 25 °C a determinat scăderea de 2–3 ori a concentraţiei zeatin ribozidului din celulele rădăcinilor şi în proporţie mai mică a izopentil adenozinei.

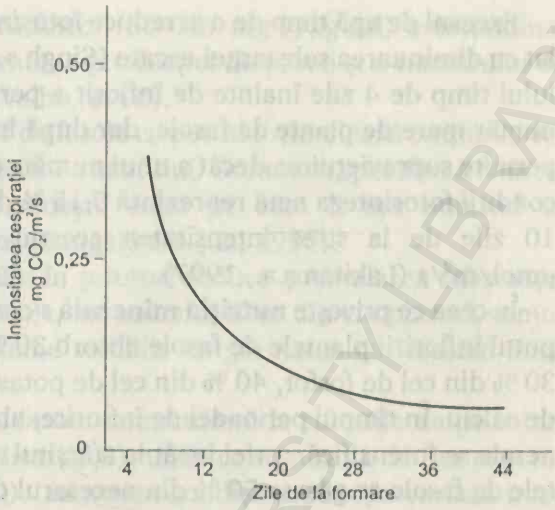

Fig. 5.8. Intensitatea respiraţiei frunzelor primare de fasole (Sestak, 1985)

Temperaturile critice, situate sub optimum, au efect negativ asupra metabolismului plantelor de fasole. Astfel, Pardossi ş.a. (1992) au precizat că plantulele expuse la temperatura de 3 °C se ofilesc rapid din cauză că stomatele rămân deschise în primele 24 de ore. În aceste condiţii sinteza acidului abscisic în rădăcină este încetinită. Turgescenţa celulelor din frunze revine la normal după 30–40 de ore, o dată cu modificarea concentraţiei endogene de acid abscisic.

Expunerea plantulelor de fasole la temperatura de 8 °C a determinat creşterea cantităţii de căldură produsă, ca urmare a intensificării ciclului respirator alternativ. Aceasta poate contribui, după Moinihan ş.a. (1995), la aclimatizarea plantulelor la frig.

Stresul hidric determină reducerea suprafeţei foliare atât prin reducerea numărului acestora, cât şi prin micşorarea suprafeţei frunzelor tinere.

Cerinţele pentru apă a plantelor de fasole sunt mari în perioada de înflorire şi fecundare. Lipsa apei în această perioadă poate să determine abscisia mugurilor floriferi şi a florilor. Stresul hidric stimulează sinteza prolinei (Wrench ş.a., 1977), care se pare că are ca principal precursor arginina (Stewart şi Boggess, 1977).

În plantulele de fasole expuse stresului hidric acidul abscisic induce biosinteza şi acumularea de proteine glicozilate cu greutatea moleculară de 33 şi 36 kDa şi neglicozilate cu greutatea moleculară de 22 kDa (Garciarrubio, 1995).

Excesul de apă timp de o zi reduce fotosinteza netă cu 17 %, corelat cu diminuarea substanţei uscate (Singh ş.a., 1991). Inundarea solului timp de 4 zile înainte de înflorit a permis supravieţuirea unui număr mare de plante de fasole, dar după înflorit excesul de apă nu permite supravieţuirea decât a unui număr redus de plante. În aceste condiţii fotosinteza netă reprezintă 0,15 % din cea iniţială, dar după 10 zile de la stres intensitatea acestui proces revine la 18,5 $\mu mol/m^2/s$ (Lakitan ş.a., 1997).

În ceea ce priveşte **nutriţia minerală** s-a constatat că până la începutul înfloririi plantele de fasole absorb 30 % din necesarul de azot, 30 % din cel de fosfor, 40 % din cel de potasiu şi 50 % din necesarul de calciu. În timpul perioadei de înflorire, absorbţia substanţelor minerale se intensifică, astfel încât la sfârşitul acestei perioade în plantele de fasole se găsesc 50 % din necesarul de azot, 70 % din fosfor, 75 % din potasiu şi 90 % din necesarul de calciu.

McDonald ş.a. (1990) au precizat că existenţa în frunze a unei cantităţi de zinc şi de mangan de 24–30 μg/g substanţă uscată şi, respectiv, 60–98 μg/g substanţă uscată asigură realizarea unei producţii mari de păstăi.

George şi Singleton (1992) au precizat că rata de acumulare a azotului este de 0,19 g $N/m^2/zi$.

Thompson ş.a. (1993) au precizat că fertilizarea cu azot amoniacal şi cu fosfor determină acumularea în rădăcini şi tulpini a unei cantităţi mai mari de substanţă uscată, comparativ cu fertilizarea cu azot nitric. De asemenea s-a constatat acumularea unei cantităţi mai mari de fosfor, fier, mangan, zinc şi cupru.

În condiţiile solurilor sărace în fosfor, se constată reducerea numărului de noduri, a ramificării tulpinii, a ritmului de creştere a frunzelor şi inhibarea procesului de fotosinteză, ceea ce se concretizează în diminuarea producţiei (Lynch ş.a., 1991). În acelaşi timp, are loc remobilizarea acestui element din frunze, ceea ce acoperă aproape jumătate din cerinţele păstăilor şi ale seminţelor (Snapp şi Lynch, 1996). Procesul de translocare are loc mai devreme în cazul plantelor cu carenţă de fosfor, comparativ cu plantele cu nutriţie normală. Rădăcinile plantelor de fasole reţin aproximativ 80 % din fosforul absorbit, care rămâne stocat în acest organ, nefiind remobilizat. Yan ş.a. (1996) au constatat că există o variaţie în ceea ce priveşte capacitatea de absorbţie a fosforului, care este determinată de genotip.

Fertilizarea solului cu fosfor (80–167 mg P/kg sol) a determinat creşterea substanţei uscate, a producţiei de păstăi şi a numărului de seminţe (Fageria şi Carvalho, 1996).

Fertilizarea culturilor de fasole cu potasiu stimulează creşterile vegetative şi fixarea simbiotică a azotului. Greutatea specifică a frunzelor scade, ceea ce dovedeşte rolul pe care îl are potasiul în translocarea asimilatelor (Sangakkara ş.a., 1996).

Acumularea cadmiului în ţesuturi reduce acumularea substanţei uscate în plantele de fasole, iar cadmiul liber din citoplasmă stimulează sinteza unor proteine solubile cu greutatea moleculară mică (Leita ş.a., 1993).

Cloroza frunzelor de fasole se manifestă la culturile de pe soluri calcaroase, la un pH ridicat (8,0), unde concentraţia de fier este redusă (2,2 mg Fe/kg sol). În aceste condiţii producţia variază între 344–915 kg/ha, comparativ cu 608–1518 kg/ha realizate la culturile stropite foliar cu soluţii conţinând fier (Zaiter ş.a., 1992).

Salinitatea s-a manifestat în condiţiile în care soluţia solului avea o conductibilitate electrică mai mare de 4 dS/m. Aceste condiţii nu au afectat creşterea rădăcinii, dar au determinat reducerea cu 35–43 % a substanţei uscate din tulpinile plantelor de fasole (Lazcano-Ferat şi Lovatt, 1997). Sinteza argininei, care este compusul primar pentru formarea prolinei şi a putresceinei, nu a fost afectată de stresul salin, dar s-a constatat reducerea activităţii glutamin sintazei şi a carbamilfosfat sintazei.

Senescenţa frunzei primare de la fasole s-a caracterizat prin scăderea de 10 ori a conţinutului de ARN total, de 3 ori a proteinelor solubile şi prin diminuarea capacităţii fotosintetice. S-a constatat, de asemenea, diminuarea sintezei proteinelor implicate în procesul de fotosinteză: a proteinei D1 din fotosistemul II, a subunităţii ribulozo-1,5 difosfat carboxilazei codificată de cloroplast şi de nucleu şi a proteinelor cu greutatea moleculară de 26 kDa din antenele fotoreceptoare (Bate ş.a., 1991).

Abscisia frunzelor este un proces fiziologic complex, stimulat de etilenă. Desprinderea frunzelor se realizează în zona de abscisie care este alcătuită din 2–3 straturi de celule în care are loc sinteza unui ARN specific şi a unor protein enzime. Abeles (1969) a identificat în celulele stratului de abscisie prezenţa celulazei, a cărei activitate a crescut după 3 ore de la expunerea frunzelor la etilenă.

5.3. Fiziologia dezvoltării la plantele de fasole

Soiurile de fasole pot fi clasificate din punctul de vedere al fotoperioadei ca plante de zi scurtă, de zi lungă şi indiferente. În cazul soiurilor indiferente, formarea florilor este autoindusă de planta însăşi. Wallace ş.a. (1993) au constatat că genele induse de fotoperioadă (s) prelungesc numărul de zile până la înflorit şi până la maturitate, la soiurile indiferente. Aceste gene controlează transportul asimilatelor spre organele de reproducere şi în lipsa expresiei acestor gene fotosintetizatele sunt dirijate spre organele vegetative, formându-se un număr mai mic de flori.

Kornegay ş.a. (1993) au demonstrat că sensibilitatea la durata fotoperioadei este coordonată genetic. Soiurile sensibile au două gene dominante (AABB), cele neutre au două gene recesive (aabb sau aaBB), în timp ce soiurile intermediare au prima genă dominantă (AABB) şi a doua recesivă (Aabb). Toate soiurile insensibile la fotoperioadă au fost recesive (aabb), dar este posibil să existe şi un grup recesiv aaBB.

Înflorirea are loc după 38–45 zile de la răsărit, perioada fiind mai mare la soiurile tardive. Primele flori care se formează sunt cele de la baza plantei. Ele au culoare albă, roz sau violetă, sunt zigomorfe şi hermafrodite, solitare sau grupate în inflorescenţe. La *Phaseolus vulgaris convar. nanus* inflorescenţele sunt terminale şi creşterea este definită. La *Phaseolus vulgaris convar. communis* inflorescenţele sunt axilare.

Florile de fasole sunt pe tipul 5 având: 5 sepale unite, 5 petale neegale, cu carena răsucită, androceul diadelf şi gineceul monocarpelar, cu ovarul superior, ce conţine mai multe seminţe.

După Angelini (1965), temperatura minimă pentru înflorirea plantelor de fasole este de 15 °C, iar temperatura optimă se situează între 20 şi 25 °C. Creşterea temperaturii din timpul zilei la 32 °C are efecte reduse asupra abscisiei mugurilor florali şi a florilor. Dar creşterea temperaturii din timpul nopţii la 27 °C reduce producţia de păstăi şi de seminţe ca urmare a abscisiei mugurilor florali, a florilor şi a păstăilor mici (Konsens ş.a., 1991).

Durata perioadei de înflorire este de 20–60 de zile, în funcţie de soi, iar deschiderea florilor dintr-un racem durează 10–15 zile. Florile de la baza racemului se deschid primele, fiind urmate în ordine de cele situate spre vârf. Wallace ş.a. (1991) menţionează că numărul de zile de înflorire este determinat de 4 factori: genotip, lungimea fo-

toperioadei, temperatură şi numărul de zile necesar pentru formarea unui nod.

B.C.U. „M. EMINESCU" IAŞI BIOLOGIE

Polenul şi stigmatul ajung la maturitate înainte de deschiderea florilor. Polenizarea este autogamă, iar polenizarea şi fecundarea se produc înainte de înflorire. Polenizarea încrucişată nu este exclusă, dar se apreciază că reprezintă doar 0,5–2,0 % din totalul florilor polenizate.

Stresul termic (2 zile la 35 °C, 10 ore/zi) a afectat mai mult polenul comparativ cu pistilul. Perioada critică pentru stresul termic este cuprinsă între 6 zile înainte de înflorit şi înflorit, când poate să determine abscisia a 82 % din păstăile mai mici de 2 cm lungime (Monterroso şi Wien, 1990).

Soiurile de fasole androsterile au polenul sub formă de tetrade, ceea ce presupune o citochineză incompletă. Aceste soiuri sunt lipsite de o parte din genomul mitocondrial, care conţine trei cromozomi autonomi, din care unul diferă printr-o regiune care este asociată cu sterilitatea masculină (Janska şi Mackenzie, 1993).

Semănatul tardiv determină ca înflorirea să aibă loc în anotimpul călduros. Seceta şi temperatura ridicată împiedică fecundarea, determinând căderea florilor şi diminuarea producţiei.

Formarea fructului începe imediat după ce fecundarea a avut loc. Fructul este o păstaie dehiscentă, cu lungimea de 7–20 cm şi lăţimea de 1–3 cm. Culoarea păstăilor este foarte diferită: verde, galbenă, albicioasă etc., dar la maturitate au o culoare asemănătoare albă-gălbuie. Fiecare păstaie conţine de la 5 până la 8 seminţe.

Temperatura optimă pentru fructificare este cuprinsă între 22 şi 25 °C, iar durata perioadei de la înflorit la maturitate, în condiţii normale de mediu, este de 35–43 de zile pentru soiurile semitimpurii.

În primele 12 zile după înflorit, creşterea păstăilor se bazează pe extensia celulară, iar substanţa uscată se acumulează mai ales în pereţii păstăilor (Geiger ş.a., 1989). Păstăile imature conţin pigmenţi clorofilieni, dar contribuţia lor la producerea de fotosintetizate pentru seminţe este redusă (Crookston ş.a., 1974).

Procesul de creştere a seminţelor este influenţat de conţinutul în pigmenţi al acestora. Astfel, conţinutul în gibereline (GA_1, GA_5, GA_6 şi GA_8) din seminţele de *Phaseolus multiflorus* are un maximum când acestea au lungimea de 6–12 mm (*Fig. 5.9.*) şi un minimum după ce au depăşit lungimea de 18 mm (Durley ş.a., 1971). Bialek şi Cohen (1989) au constatat că auxina liberă prezintă un maximum cantitativ în faza de diviziune intensă a embrionului seminţei şi de creştere a

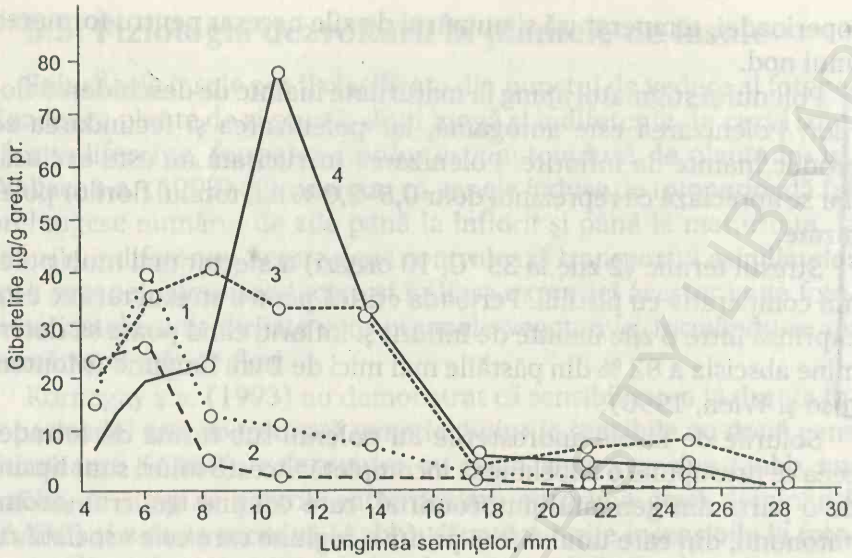

Fig. 5.9. Dinamica conținutului în gibereline din semințele de fasole: 1 – GA_1; 2 – GA_5; 3 – GA_8; 4 – GA_6 (Durley ş.a., 1975)

păstăii. În faza când embrionul este complet format, cea mai mare parte din auxină este conjugată.

Transportul substanţelor fotosintetizate, cât şi al celor retranslocate se face prin floem.

Etapa de acumulare a substanţelor de rezervă în seminţe coincide cu senescenţa frunzelor de la baza plantelor. Proteinele din aceste frunze sunt biodegradate, iar aminoacizii rezultaţi sunt transportaţi spre seminţe.

Amidonul din frunze, care reprezintă o formă tranzitorie de depozitare, este convertit în timpul nopţii în zaharoză. Acesta reprezintă un proces mare consumator de energie, în care se utilizează aproximativ 29 % din energia produsă în procesul de respiraţie (Bouma ş.a., 1995).

Vasele liberiene pătrund în sămânţă până la integumente (Pate ş.a., 1943), care nu au o legătură directă, vasculară, cu cotiledoanele şi embrionul. Din această cauză embrionul absoarbe substanţele nutritive din integumente. Există foarte puţine date referitoare la transportul substanţelor nutritive de la integumente la embrion. McDonald ş.a. (1995) au constatat că transportul substanţelor prin tegument are loc pe cale apoplastică, unde zaharoza are o concentraţie de 113 mmol. Substanţele se acumulează la interfaţa dintre co-

tiledon şi tegument, unde se găsesc celule specializate, prin care transportul se face pe cale simplasmică, până în parenchimul de depozitare.

În timpul formării cotiledoanelor are loc diviziunea celulelor şi apoi extensia lor, iar depozitarea substanţelor de rezervă în aceste celule are loc, mai ales, în faza de extensie. Concomitent, tegumentul seminat elimină substanţe fotosintetizate, ioni şi acizi organici în apoplastul ce înconjoară embrionul. Zaharoza este eliminată cu ajutorul unei pompe antiport H^+– ATP-ază, iar transportul activ al protonilor este însoţit de efluxul de acizi organici (Walker ş.a., 1995).

Substanţele organice de rezervă sunt transportate în principal sub formă de aminoacizi şi zaharoză.

Aminoacizii biosintetizaţi în mezofilul foliar sunt transportaţi până la integumentele seminale prin floem şi apoi pe cale simplasmică ajung în cotiledoane. La nivelul celulelor parenchimatice din cotiledoane, aminoacizii sunt utilizaţi pentru biosinteza globulinelor (Ozbun ş.a.,1973). Acest proces coincide cu proliferarea poliribozomilor asociaţi cu membrana veziculelor proteice sau cu reticulul endoplasmatic rugos, de care se pot ataşa vezicule. Substanţele proteice codificate de ARNm fixat pe poliribozomi pătrund la interiorul acestor vezicule de depozitare prin porii ce străbat membranele acestora.

Principalele globuline biosintetizate: legumina şi vicilina sunt glicozilate. Basha şi Beevers (1976) consideră că glicoproteinele pot traversa mai uşor membranele plasmatice, favorizându-se astfel transportul lor.

Sinteza faseolinei este codificată de o familie de 6–9 gene, situate într-un locus comun (Llaca şi Gept, 1996), şi este alcătuită din trei subunităţi de 42, 45 şi 49 kDa.

Păstăile şi seminţele de fasole conţin şi o grupă de glicoproteine-lectine, care conţin manoză şi xiloză. Lectinele din păstăi au trei subunităţi cu greutatea moleculară de 34, 36,5 şi 38,5 kDa (Kamemura, ş.a., 1996). Compoziţia lor este similară cu a celor din seminţe, dar au greutatea moleculară mai mică cu 0,5 kDa (Kamemura ş.a., 1996).

Scăderea activităţii de depozitare a substanţelor proteice se poate datora mai multor factori:

- biodegradării ARNm;
- reducerii activităţii mitocondriale şi scăderii cantităţii de ATP;
- scăderii capacităţii ARNt de a forma complexul aminoacil-ARNt.

S-a constatat că proporţia de ARN se menţine constantă până la maturitatea seminţelor, iar ARN-ul din seminţele în repaus vegetativ este depozitat în ribozomi. Acest ARN este utilizat pentru sinteza proteinelor în timpul germinării seminţelor, înainte de sinteza unui nou ARNm.

Zaharoza biosintetizată în frunze este transportată în acelaşi mod ca şi aminoacizii, până la seminţe, unde este hidrolizată la glucoză şi fructoză. Fructoza este izomerizată formând glucoză, care este fosforilată în prezenţa enzimei pirofosforilază. ADP-glucoza formată pătrunde în amiloplast, unde în prezenţa amidon sintetazei se formează legături 1,4-α-glucozidice, rezultând lanţuri de amiloză. Formarea amilopectinei are loc în prezenţa enzimei Q, care catalizează formarea lanţurilor laterale cu legături 1,6-α-glicozidice (Beck şi Ziegler, 1989). Prin depunerea în straturi concentrice a lanţurilor de amiloză şi amilopectină rezultă granulele de amidon, care reprezintă principala substanţă de rezervă din seminţele de fasole.

Cantitatea de fosfolipide din membranele cotiledoanelor scade în faza de senescenţă, probabil datorită biodegradării. În această etapă scade activitatea colin fosfotransferazei şi a etanolamin fosfotransferazei implicate în sinteza fosfatidil etanolaminei şi a fosfatidil colinei. Concomitent scade activitatea acil CoA sintazei care generează acil CoA necesar pentru sinteza fosfolipidelor (Brown ş.a., 1994).

Cantitatea de lipide din seminţele de fasole variază între 1,8 şi 2,6 g/100 g substanţă uscată. Această clasă de substanţe este reprezentată de triacilgliceroli, steril glicozide esterificate, fosfatidilcolină, glicolipide şi fracţiuni de fosfolipide. Acizii graşi sunt reprezentaţi în principal de acidul linolenic, iar sterolii de camposterol, stigmasterol şi sitosterol (Drumm ş.a., 1990).

Producţia de seminţe care se realizează pe un hectar cultivat cu fasole este de aproximativ 1500 kg. Pentru realizarea acestei producţii plantele de fasole extrag din sol 72 kg N, 21 kg P_2O_5, 35 kg K_2O şi 19 kg CaO (Bîlteanu şi Bîrnaure, 1989).

Temperaturile ridicate inhibă procesul de fotosinteză şi fixarea azotului, afectând formarea mugurilor florali, înfloritul, formarea polenului, fecundaţia şi abscisia mugurilor florali (Shonnard şi Gepts, 1994). Temperaturile ridicate din timpul nopţii sunt dăunătoare pentru procesul de fecundare şi determină diminuarea producţiei.

La maturitate, păstăile se deshidratează, iar cele dehiscente se deschid cu uşurinţă, punând în libertate seminţele. Concomitent frunzele bazale trec în faza de senescenţă şi se desprind de pe plantă.

Procesul de abscisie a frunzelor este indus de etilenă. Ables (1968) a constatat că după aplicarea etilenei, în zona de abscisie se sintetizează noi proteine, ceea ce implică expresia genelor. Del Campo şi Lewis (1992) au evidenţiat sinteza a 7 proteine, printre ele două izoforme de β-1,3-glucanaze, forme de chitinaze, o polipeptidă cu greutatea moleculară de 22 kDa (taumatina) şi o polipeptidă cu greutatea moleculară de 15 kDa. După 24–30 de ore de la efectuarea tratamentului cu etilenă are loc biosinteza celulazei. Tucker ş.a. (1991) au identificat cADN care codifică celulaza implicată în abscisia frunzelor. ARNm specific a fost identificat în două straturi de celule de o parte şi de alta a planului de fractură.

Campillo şi Lewis (1992) au constatat că înainte de sinteza celulazei se biosintetizează alte 6–7 proteine. Acestea sunt reprezentate de izoforme de β-1,3-glucanaze, mai multe forme de chitinaze şi o polipeptidă de 22 kDa. McManus (1994) a constatat creşterea activităţii peroxidazei în celulele din zona de abscisie.

Pusztai ş.a. (1993) menţionează că s-au obţinut linii de fasole rezistente la atacul patogen. Astfel, linia nouă de fasole RAZ-2 conţine o proteină naturală cu efect insecticid: arcelin 1.

BIBLIOGRAFIE

Abeles, F.B. – Plant. Physiol. 1969, 44, 447–452.

Anderson, J.W.,Fowden, L. – Plant. Physiol. 1969, 44, 60–68.

Angelini, F. – Cultivationi erbacea. Roma, 1965.

Ashton, F.M. – Ann. Rev. Plant. Physiol. 1976, 27, 95.

Atkin, O.K. ş.a. – Plant. Physiol. 1995, 108, 995–999.

Basha, S.M., Beewers, L. – Plant. Physiol. 1976, 57, 93–97.

Bate, N.J. ş.a. – J. Exp. Bot. 1991, 42, 801–811.

Beck, E., Ziegler, P. – ARPPPMP. 1989, 40, 95–117.

Becker-Dillingen, J. – Handbuch der Hulsenfruchtenbens und Futterbanes. Berlin, 1928.

Bewley, J.D., Black, M. – Physiology and Biochemistry of Seeds. Berlin, Heidelberg, New York, 1982.

Bialek, K., Cohen, J.D. – Plant. Physiol. 1989, 91, 775–779.

Bialek, K. ş.a. Plant. Physiol. 1992, 100, 509–517.

Blee, K.A., Anderson, A.J. – Plant. Physiol. 1996, 110, 675–688.
Bolanos-Valasquez, A.C., Werner, D. – Mol. Plant. Microb. Interact. 1997, 10, 339–346.
Bollet, T., Vogeli, U. – Plant. Physiol. 1984, 74, 442–444.
Bouma, T.J. ş.a. – J. Exp. Bot. 1995, 46, 1185–1194.
Brown, J.H. ş.a. – J. Exp. Bot. 1994, 45, 1513–1522.
Campillo, E., Lewis, L.N. – Plant. Physiol. 1992, 98, 955–961.
Castky, J. ş.a. – Photosynthetica, 1976, 10, 394–402.
Chasompongpan, N. ş.a. – Crop Sci. 1990, 30, 100–104.
Collins, D.M., Wilson, A.T. – Phytochemistry. 1972, 11, 1931–1935.
Come, D., Tissaomi, T. – în Seed Ecology. Heydecker edit. Londra. 1973, 157–168.
Crispeels, M.J., Baumgartner, B., Harris, N. – Proc. Natl. Acad. Sci. 1976, 73, 3168–3172.
Crookston, R.K. ş.a. – Crop Sci. 1974, 14, 708–712.
Dakova, F.D. ş.a. – Mol. Plant. Microb Interact. 1993, 6, 665–668.
Datta, D.B. ş.a. – Plant. Physiol. 1991, 96, 507–512.
Deckmin, G., Impens, I. – Plant. Cell Environ. 1994, 119, 1083–1090.
Del-Campillo, E., Lewis, L.N. – Plant. Physiol. 1992, 98, 955–961.
Drumm, T.D. ş.a. – J. Sci. Food Agric. 1990, 50, 485–497.
Du Bois, J.D., Burris, R.H. – Ann. Meeting of the Am. Soc. of Plant. Physiol. Davis. 1984.
Duperon, R. – C.R.Acad. Sci. Paris. 1960, 251, 260.
Durley, R.C., MacMillan, J., Pryce, R.J. – Biochemistry. 1971, 10, 1891–1908.
Fageria, N.K., Carvalho, A.M. – Commun. Soil Sci. Plant. Anal. 1996. 27, 1447–1458.
Fraser, D.E, Bidwell, R.G. – Can. J. Bot. 1974, 52, 2561–2570.
Fu, Q.A., Ehleringer, J.R. – Plant. Cell Environ. 1991, 14, 339–343.
Garciarrubio, A. – Plant. Physiol. 1995, 107, 119–128.
Geiger, D.R. ş.a. – Plant. Physiol. 1989, 91, 291–297.
George, T., Singleton, P.W. – Agron. J. 1992, 84, 1020–1028.
Gillard, D.F., Walton, D.C. – Plant. Physiol. 1973, 51, 1147–1149.
Gocol, G.F. ş.a. – Plant. Physiol. 1991, 95, 344–350.
Gomez, L.D. ş.a. – Plant. and Cell Physiol. 1995, 36, 1259–1264.
Gyndelholm, A.O. – Hereditas. 1968, 59, 142–168.
Haberlandt, G. – Jahrb. Wiss. Bot. 1982, 13, 74–188.
Hennessey, T.L., Field, C.B. – Plant. Physiol. 1991, 96, 831–836.
Hennessey, T.L. ş.a. – Planta. 1993, 189, 369–376.

Hernandez-Armenta, R. ş.a. – Crop Sci. 1989, 29, 1260–1265.
Hetherington, S.E. ş.a. – Plant. Physiol. 1989, 90, 1609–1615.
Janska, H., Makenzie, S.A. – Genetics. 1993, 135, 869–879.
Kamemura,K. ş.a. – Biochem. Biophys. Acta. 1996, 1289, 87–94.
Koller, D. ş.a. – J. Exp. Bot. 1995, 46, 1251–1222.
Konsens, I. ş.a. – Ann. Bot. 1991, 67, 391–399.
Kornegay, J. ş.a. – Crop Sci. 1993, 33, 977–984.
Lakitan, R. ş.a. – J. Amer. Soc. Hort. Sci. 1992, 117, 711–716.
Lancer, H.A. ş.a. – Plant. Physiol. 1975, 56, 33.
Lazcano-Ferat, I., Lovatt, C.J. – Crop Sci. 1997, 37, 469–475.
Lechevallier, D. – C.R. Acad. Sci. Paris. 1960, 250, 2825.
Leita, L. ş.a. – J. Plant. Nutr. 1993, 16, 2001–2012.
Lin, T.Y., Markhart, A.H.III – Crop Sci. 1996, 36, 110–114.
Llaca, V., Gepts, P. – Genome. 1996, 36, 722–729.
Lynch, J. ş.a. – Crop Sci. 1991, 31, 380–387.
Macrides, S.C., Galdthwaite, J. – J. Exp. Bot. 1981, 32,725–735.
Matthews, S., Bradnock, W.T. – Plant. Physiol. 1968, 8, 89–93.
Maurel, C. ş.a. – J. Exp. Bot. 1997, 48, 421–430.
Mayer, W.E. ş.a. – J. Exp. Bot. 1997, 48, 219–228.
McDonald, G.E. ş.a. – J. Am. Soc. Hort. Sci. 1990, 115, 540–546.
McDonald, R. ş.a. – Planta, 1995, 196, 659–667.
McManus, I.T. ş.a. – Phytochemistry. 1994, 35, 567–572.
Michiels, J. ş.a. – Appl. Environ. Microbiol. 1994, 35, 567–572.
Moinihan, M.R. ş.a. – Plant. Physiol. 1995, 108, 995–999.
Monterroso, V.A., Wien, H.C. – J. Amer. Soc. Hort. Sci. 1990, 115, 631–634.
Nishizaki, Y. ş.a. – Plant. Cell Biol. 1992, 33, 1073–1078.
Okazaki, Y. ş.a. – Plant. and Cell Biol. 1995, 36, 1131–1134.
Ozbun, J.L. ş.a. – Plant. Physiol. 1973, 51,1–5.
Padilla, J.E. ş.a. – Plant. Mol. Biol. 1987, 9, 65–74.
Pardossi, A. ş.a. – Plant. Physiol. 1992, 100, 1243–1250.
Pate, J.S. ş.a. – Planta (Berlin). 1974, 120, 229–243.
Pernollet, J.C. – Phytochemistry. 1978, 17, 1473.
Preesey, R. – Phytochemistry. 1996, 42, 1267–1270.
Pusztai, A. ş.a. – J. Agric. Food Chem. 1993, 41, 436–440.
Radoglou, K.M., Jarvis, P.G. – Ann. Bot. 1992, 70, 245–256.
Sander, L. ş.a. – Plant. Mol. Biol. 1995, 27, 165–177.
Sangakkara, R. ş.a. – J. Sci. Food Agric. 1996, 78, 315–320.

Sattin, M. ş.a. – J. Exp. Bot. 1990, 41, 1319–1324.
Schneider, K.A. ş.a. – Crop Sci. 1997, 37, 43–50.
Schonnard, G.C., Gepts, P. – Crop Sci. 1994, 34, 1168–1175.
Scully, B. T., Waines, J.G. – Agron. J. 1988, 80, 921–925.
Scully, B.T., Wallace, D.H. – J. Am. Soc. Hort. Sci. 1990, 115, 218–225.
Sestak, J. ş.a. – în Genetic Aspects of Photosynthesis. Haga, 1975.
Sestak, Z. – Photosynthesis during leaf development. Doldrecht, Boston, Lancaster, 1985.
Singh, B.P. ş.a. – Hort. Sci. 1991, 26, 372–373.
Solarova, J. – Biol. Plant. 1973, 15, 237–240.
Smirnova-Iconnikowa, M. – Himiceski sostav bobovâh kultur. Moskova, 1960.
Smith, C.G. ş.a. – Planta, 1994, 192, 155–169.
Snapp, S.S., Lynch, J.P. – Crop Sci. 1996, 36, 929–935.
Souci, S.W. ş.a. – Die Zusammensetzung der Lebensmittel. Stuttgart, 1981.
Srisuma, N. ş.a. – J. Agric. Food Chem. 1991, 39, 855–858
Suzuki, A. ş.a. – Phytochemistry. 1990, 29, 3067–3072.
Thompson, C.J. ş.a. – J. Plant. Nutr. 1993, 16, 493–506.
Ticha, I. ş.a. – Photosynthetica. 1980, 14, 489–496.
Ticha, I. ş.a. – în Advances in Photosynthesis Research, vol. 4. Sybesma edit. Haga, Boston, Lancaster, 1984.
Tschakalova, E. – Godish Sofii Univ. Biol. Fac. Kn. 1976, 2, 68, 1–10.
Tucker, M.L. ş.a. – Planta. 1991, 186, 52–57.
Udomprasert, N. ş.a. – Crop Sci. 1995, 35, 490–495.
Vassileva, V. ş.a. – J. Plant. Nutr. 1997, 20, 279–294.
Vinkman, P.A., Vessey, J.K. – J. Exp. Bot. 1993, 44, 571–577.
Walbot, V. – Develop. Biol. 1971, 26, 369–379.
Walbot, V. – Planta (Berlin), 1972, 108, 161–171.
Walbot, V. ş.a. – Plant. Physiol. 1975, 56, 570–574.
Walker, N.A. ş.a. – J. Exp. Bot. 1995, 46, 539–549.
Wallace, D.H. ş.a. – J. Am. Soc. Hort. Sci. 1991, 116, 534–543.
Wallace, D.H. ş.a. – Theor. Appl. Genet. 1993, 86, 17–26.
Whatley, J.M. – New Phytol. 1980, 86, 1–16.
White, J.W., Moutes, R.C. – J. Exp. Bot. 1993, 44, 1795–1800.
Wieckowski, S. – Bull. Acad. Pol. Sci. Ser. Sci. Biol. 1961, 9, 325–332.
Wiekowski, S. – Acta Soc. Bot. Pol. 1969, 38, 103–114.
Wiekowski, S. – Acta Soc. Bot. Pol. 1967, 36, 161–169.

Wilson, G.L., Ludlow, M.M. – J. Exp. Bot. 1968, 19, 309–321.
Wolff, A.B. ş.a. – Biol. Fertil. Soils. 1995, 20, 249–252.
Woodstock, L.W., Grabe, D.F. – Plant. Physiol. 1967, 42, 1071–1076.
Yan, X. ş.a. – Crop Sci. 1996, 36, 936–941.
Yomo, H., Srinivasen, K. – Plant. Physiol. 1973, 52, 671–673.
Yourstone. K.S., Wallace, D.H. – J. Amer. Soc. Hort. Sci. 1990, 115, 824–828.
Zaiter, H.Z. ş.a. – Hort. Sci. 1992, 27, 983–985.
Zanoschi, V., Toma, C. – Morfologia şi anatomia plantelor cultivate. Bucureşti, 1985.
Zima J. ş.a. – în Photosynthesis, vol. 6. Akoyunoglou edit. Filadelfia, 1981.

BCU IAŞI/CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

Capitolul 6
HELIANTHUS ANNUUS (FLOAREA-SOARELUI)

Helianthus annuus este o specie cu largă răspândire în cultură, datorită conţinutului ridicat de lipide (45,0–54,0) şi proteine (20,0–25,0), pe care îl au achenele.

6.1. Fiziologia germinării seminţelor de floarea-soarelui

Sub denumirea de sămânţă se înţelege de fapt achena, care cuprinde atât fructul, cât şi sămânţa. Aceasta este comprimată lateral, lungă de 7,5–17,0 mm, lată de 3,5–9,0 mm şi groasă de 2,0–5,5 mm, de culoare albă, cenuşie, neagră sau pestriţă (Zanoschi şi Toma, 1985).

Fructul reprezintă partea externă, tare şi fibroasă, rezultată din concreşterea ovarului cu receptaculul. Culoarea seminţelor este determinată de culoarea celulelor din trei straturi: epidermă, hipodermă şi stratul cu fitomelanine. Un factor dominant situat în grupul de legătură G determină formarea pigmenţilor albi. Leon ş.a. (1996) menţionează că nu se cunosc factorii genetici care determină prezenţa sau absenţa pigmenţilor. În celulele fructului au fost identificaţi pigmenţi antocianici, care contribuie la realizarea culorii caracteristice: cianidin-3-glucozid, cianidin-3-malonilglucozid, cianidin-3-xilozid şi cianidin-3-malonilxilozid (Mazza şi Gao, 1994).

Sămânţa, aflată la interior, este învelită de un tegument subţire, care este concrescut cu endospermul secundar, iar la interior se află embrionul. Substanţele de rezervă: lipidele şi proteinele (legumina) se găsesc depozitate în cele două cotiledoane.

Conţinutul în apă al seminţelor variază între 6 şi 7 % la o umiditate relativă a aerului de 45 %.

Embrionul seminal are capacitatea de a germina imediat după formarea lui. În prima jumătate a perioadei de formare a achenelor are loc o creştere bruscă a conţinutului în acid abscisic, urmată de o diminuare lentă. Repausul vegetativ (dormanţa) se pare că este corelat cu biosinteza acidului abscisic, dar nu coincide cu maximumul de acumulare, cu toate că este indus de acesta (Le Page Dyivri ş.a., 1990).

Capacitatea de germinare a seminţelor scade pe parcursul perioadei de păstrare a seminţelor, ajungând la 70 % după o perioadă de 9 ani.

Germinarea seminţelor are loc la o temperatură minimă de 4 °C, iar temperatura optimă este de 8 °C. Suma temperaturilor active (peste 7 °C), de la semănat la răsărit, este de 50 °C.

Puse în condiţii prielnice de temperatură şi umiditate, seminţele de floarea-soarelui germinează repede. Durata perioadei de la semănat la răsărit este de 10–12 zile, variind mult în funcţie de temperatură.

Ruge (1939) consideră că în timpul germinării seminţelor de floarea-soarelui se produce modificarea balanţei dintre factorii stimulatori şi inhibitori, factori pe care nu îi precizează. Bewley şi Black (1982) menţionează că este vorba de balanţa hormonală, care se modifică în favoarea hormonilor stimulatori.

Imbibiţia reprezintă primul proces care are loc în seminţele puse în condiţii de germinare. Pătrunderea apei în sămânţă şi creşterea masei acesteia este foarte rapidă. Astfel, Levari (1960) a precizat că la temperatura de 28 °C masa seminţelor creşte cu 124 % după o oră, cu 137 % după două ore, cu 147 % după 4 ore, cu 153 % după 6 ore şi cu 156 % după 10 ore. Rezultă deci o creştere evidentă a masei seminţelor în primele 2 ore de imbibiţie.

Ultrastructura membranelor plasmatice din celulele seminţelor aflate în stare de repaus este deteriorată. În condiţiile imersării acestora în apă are loc difuzia substanţelor solubile din celule spre exteriorul seminţei. Ieşirea spre exterior a electroliţilor celulari determină creşterea conductibilităţii apei în care s-a făcut imersia seminţelor cu 44 680 μS/10 g seminţe. După 24 ore de imbibiţie, permeabilitatea scade la 50 %, iar după 3 zile ajunge la 38,2 % din valoarea iniţială, ceea ce indică refacerea structurii şi semipermeabilităţii acestora.

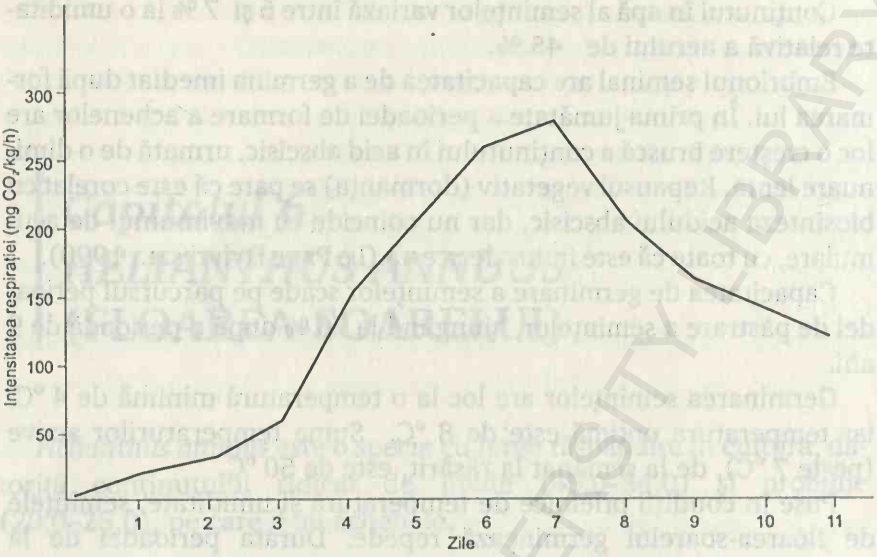

Fig. 6.1. Intensitatea procesului de respiraţie a seminţelor de floarea-soarelui, pe parcursul procesului de germinare

Conţinutul în ioni liberi din seminţele de floarea-soarelui scade pe parcursul perioadei de germinare de 2,13 ori, ca urmare a difuziei acestora în apa de imbibiţie, în timp ce conţinutul în ioni al apei creşte în aceeaşi perioadă de 85,2 ori, ceea ce indică faptul că în această perioadă are loc difuzia unei părţi a ionilor în apa de imbibiţie.

Concomitent cu procesul de imbibiţie are loc refacerea structurii membranelor plasmatice şi ca urmare a semipermeabilităţii acestora.

Intensitatea procesului de respiraţie reprezintă un indicator al activităţii catabolice din seminţe. Attucci ş.a. (1991) au constatat că imediat după ce sunt rehidratate, seminţele de floarea-soarelui pot sintetiza ATP.

Determinările efectuate de autori au evidenţiat creşterea lentă a intensităţii acestui proces în primele 3 zile şi intensificarea acestuia în următoarele 4 zile, când se ajunge la valoarea de 282,7 mg CO_2/kg/h. Această intensificare a procesului de respiraţie se datoreşte necesarului sporit de energie biochimică (ATP), în timpul perioadei cu activitate mitotică intensă. După 7 zile de la imbibiţia seminţelor, intensitatea procesului de respiraţie scade până la 126,0 mg CO_2/kg/h (*Fig. 6.1.*).

Activitatea enzimatică se intensifică imediat după imbibiţia seminţelor, corelat cu biodegradarea substanţelor de rezervă. Rezultatele obţinute de autori au evidenţiat următoarele:

- activitatea catalazei realizează un maximum după 7 zile de la imbibiţia seminţelor, valoarea determinată fiind de 7 ori mai mare comparativ cu cea determinată în seminţele neumectate;
- activitatea peroxidazelor are un maximum după 3 zile de la umectarea seminţelor, în timp ce activitatea polifenoloxidazei nu a fost identificată în primele 2 zile şi realizează valoarea maximă după 11 zile de la umectarea acestora;
- activitatea ascorbinoxidazei este intensă în primele 2 zile de la umectarea seminţelor, pentru ca în continuare să scadă atât de mult, încât să nu mai poată fi identificată prin metoda utilizată (Warburg).

Substanţele de rezervă depozitate în cotiledoane sunt biodegradate la compuşi simpli care sunt utilizaţi fie pentru producerea de energie în procesul de respiraţie, fie pentru biosinteza compuşilor implicaţi în creşterea embrionului.

Principala substanţă de rezervă din seminţele de floarea-soarelui o reprezintă lipidele, care conţin 68,6 % acid linoleic, 17,3 % acid oleic şi 14,1 % acid palmitoleic. Conversia lipidelor la alţi compuşi organici a fost studiată de Bradbeer şi Stumpf (1959). Acetilcoenzima A, rezultată din biodegradarea acizilor graşi, poate fi utilizată pentru biosinteza aminoacizilor, prin reacţii parţiale ale ciclului acidului glioxilic şi ale ciclului Krebs (Sinha şi Cossins, 1965). Gliaxilatul din cotiledoane poate fi încorporat în glicină şi serină sau poate fi utilizat pentru biosinteza acidului glutamic sau a acidului γ-aminolevulinic, derivat din acidul cetoglutaric.

Intermediarii ciclului acidului glioxilic şi ai ciclului Krebs sunt utilizaţi mai repede pentru biosinteza aminoacizilor decât pentru cea a glucidelor.

Oxalacetatul rezultat din ciclul Krebs poate fi transformat în fosfoenolpiruvat, care în citoplasmă, printr-un proces de glicoliză inversă, formează glucoza şi alte glucide implicate în creşterea pereţilor celulari.

Proteinele de rezervă, în principal globuline, depozitate în veziculele proteice, sunt biodegradate în prezenţa proteinazelor, în aminoacizii componenţi (Ory, 1972). Aceştia sunt utilizaţi în continuare pentru biosinteza proteinelor active şi a celor cu rol plastic, implicate în procesul de creştere.

Tulpiniţa embrionului are un efect stimulator asupra mobilizării substanţelor de rezervă din cotiledoane. De asemenea, citochininele stimulează biosinteza glucidelor reducătoare în cotiledoanele seminţelor de floarea-soarelui (Gisland, Han şi Reinhold, 1970).

Experienţele efectuate de Saks şi Ilan (1984) au precizat că auxina din apex controlează creşterea embrionului şi conţinutul de cationi monovalenţi. Decapitarea plantulelor a determinat creşterea concentraţiei de potasiu şi scăderea celei de sodiu din cotiledon.

Alungirea tulpiniţei este stimulată de gibereline (GA_1, GA_{19}, GA_{20} şi GA_{44}), care au fost identificate în plantulele de floarea-soarelui şi care au activitate biologică mai mare (Pearce ş.a., 1991). Etilena inhibă biosinteza giberelinei 20 şi în proporţie mai mică a giberelinei 1 şi prin aceasta influenţează în sens negativ creşterea embrionului.

Factorii ambianţi au o importanţă deosebită asupra germinării seminţelor şi asupra creşterii embrionului. În faza cotiledonală, floarea-soarelui poate rezista la temperatura de –5 ... –7 °C, dar după apariţia primelor frunze temperaturile negative sunt dăunătoare. Prelungirea fazei de germinare a seminţelor, cauzată de factorii ambianţi necorespunzători, mai mult de 12 zile, are efecte negative asupra producţiei.

Nutriţia minerală are un efect evident asupra germinării seminţelor de floarea-soarelui. Excesul de cupru stimulează activitatea oxidazelor, biodegradarea auxinei şi inhibă procesul de creştere a plantulelor (Lyszcz, 1984).

6.2. Fiziologia creşterii florii-soarelui

Acest proces se datoreşte activităţii mitotice din meristemele primare şi secundare şi extensiei celulelor. Pfeiffer şi Kutschera (1995) au precizat că extensia celulelor în condiţii de obscuritate este însoţită de creşterea activităţii enzimelor hidrolitice: invertază acidă şi zaharozo sintetază, în timp ce în condiţii de lumină activitatea acestor enzime scade. Activitatea sintetazelor (zaharozofosfat sintetază şi ribulozo-1,5-difosfat carboxilază) a fost foarte redusă în perioadele de obscuritate, în timp ce în condiţii de lumină activitatea acestor enzime creşte. Autorii consideră că procesul de extensie celulară poate fi controlat de lumină şi este deci sub controlul factorilor ambianţi.

Durata perioadei de creştere cuprinsă între răsărit şi formarea calatidiului variază în funcţie de precocitatea soiurilor şi de tempera-

tură, între 21 şi 30 de zile la soiurile timpurii şi între 36 şi 40 de zile la soiurile tardive. Temperatura fiziologic activă pentru creşterea plantelor de floarea-soarelui este de 6 °C, iar valoarea medie este de 7,2 °C.

Datorită creşterii mai intense a hipocotilului, cotiledoanele sunt ridicate la suprafaţa solului şi acumulează clorofilă. Astfel, după 6 zile de la imbibiţia seminţelor, cotiledoanele seminţelor de floarea-soarelui au un conţinut de clorofilă de 11,37 mg/100 g ţesut proaspăt. În această etapă intensitatea procesului de respiraţie are valoarea minimă în tulpiniţă şi valoarea maximă în cotiledoane şi muguri; de 8 ori mai mare comparativ cu tulpiniţa.

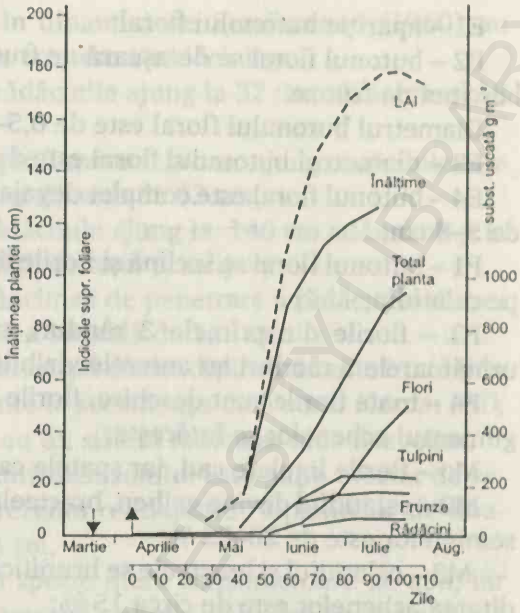

Fig. 6.2. Dinamica unor indicatori ai procesului de creştere a plantulelor de floarea-soarelui în sudul Franţei (Eckardt ş.a., 1971)

Intensitatea procesului de creştere variază în funcţie de organul plantei, aşa după cum rezultă din datele obţinute de Eckkardt ş.a. (1971), prezentate în *figura 6.2.* Creşterile cumulate determinate la plantele de floarea-soarelui au forma unei curbe sigmoide, cu cele mai intense creşteri în etapa a doua. Această etapă durează 25–30 de zile, iar ritmul de acumulare a substanţei uscate poate atinge 200 kg/ha/zi (Merrien şi Milan, 1992).

Stadiile-reper care caracterizează procesul de creştere a plantelor de floarea-soarelui sunt următoarele:

A1 – apariţia cotiledoanelor în crosă;

A2 – desfacerea cotiledoanelor şi primele frunze vizibile;

B1 – apariţia primei perechi de frunze opuse între cotiledoane;

.

.

.

B10 – apariţia frunzei a 10-a;

E1 – apariţia butonului floral;

E2 – butonul floral se detaşează de frunze, iar bracteele se deosebesc net de frunze.

Diametrul butonului floral este de 0,5–2,0 cm;

E3 – diametrul butonului floral este de 3–5 cm;

E4 – butonul floral este complet degajat de frunze şi are diametrul de 5–8 cm;

F1 – butonul floral se înclină şi florile ligulate sunt perpendiculare pe calatidiu;

F3 – florile din primele 3 rânduri externe sunt fecundate, iar următoarele 3 rânduri au anterele vizibile şi stigmatele desfăcute;

F4 – toate florile sunt deschise, florile ligulate se veştejesc, iar tegumentul achenelor se întăreşte;

Mo – florile ligulate cad, iar spatele calatidiului este verde;

M2 – calatidiul devine galben, bracteele sunt brune, iar umiditatea seminţelor este de 20–25 %;

M3 – calatidiul şi bracteele se brunifică, tulpina se usucă, iar umiditatea achenelor este de circa 15 %;

M4 – toate organele plantelor au culoarea brună, iar umiditatea seminţei este de 10%.

Rădăcina principală a plantelor de floarea-soarelui este pivotantă şi pe aceasta se formează numeroase ramificaţii. În stadiul de plantulă rădăcina principală are 4–8 cm lungime şi 6–8 rădăcini laterale; în faza de plantă cu 4–5 frunze rădăcina principală ajunge până la 50–70 cm adâncime (Zanoschi şi Toma, 1985). Perioada de creştere maximă a sistemului radicular durează până la începutul înfloririi.

Plantele adulte au un sistem radicular ce ajunge până la 1,75–2,5 m adâncime. Creşterea laterală a acestora, în special în stratul superficial al solului, este dependentă de umiditatea din sol (Connor şi Jones, 1985). Astfel, în condiţiile unui sol irigat, masa de rădăcini din stratul superficial al solului se dezvoltă pe o rază de 1,5 m în jurul plantei, iar densitatea acestora este de 4 ori mai mare comparativ cu cea a rădăcinilor dintr-un sol neirigat. Cel mai mare număr de rădăcini se găseşte la 10 cm sub nivelul coletului.

Ritmul de creştere a rădăcinilor este foarte rapid, în condiţii normale de creştere lungimea rădăcinilor ajunge la 80 cm, după 16 zile de la semănat (Merrien şi Milan, 1992). Creşterile intense de la începutul ciclului de vegetaţie determină ca sistemul radicular să reprezinte 20–25 % din biomasa totală, pentru ca în final să reprezinte doar 15 % (Merrien şi Milan, 1992).

Determinările efectuate în dinamică de Semihnenco (1960) au evidenţiat următorul ritm de creştere a rădăcinilor:

- după 7 zile de la răsărit, rădăcinile ajung la 32 cm adâncime şi 18 cm lateral;
- după 21 zile de la răsărit, profunzimea la care ajung rădăcinile este de 77 cm, iar creşterea laterală este de 62 cm;
- la începutul înfloritului rădăcinile ajung la 140 cm adâncime şi la 120 cm distanţă laterală faţă de axul principal;
- la începutul maturării adâncimea de penetrare a rădăcinilor în sol este de 145 cm, iar creşterea laterală de 125 cm.

Sistemul radicular este influenţat de condiţiile existente în sol şi în general genotipurile rezistente la secetă, aşa cum sunt: *Florom 350, Decor, Fundulea 85* şi *Select* au un sistem radicular bine dezvoltat.

Profilul rădăcinii în profunzimea solului este puţin afectat de secetă, acest fapt putând reprezenta o adaptare a plantelor de floarea-soarelui la lipsa apei din sol.

Helianthus annuus este o specie mare consumatoare de apă, iar rădăcina acesteia poate să extragă apa din sol până în vecinătatea punctului de ofilire permanentă. În acelaşi timp, rădăcina reprezintă cel mai important rezervor de apă al plantei. Astfel, în cazul unei plante de floarea-soarelui de o lună, cu un deficit mediu hidric de 18 %, contribuţia cu apă a diferitelor organe este următoarea: tulpina 8 %, frunzele 18 % şi rădăcinile 74 %. Se remarcă deci faptul că rădăcinile furnizează mai mult de 1/2 din apa pierdută în timpul perioadei cu deficit hidric (Cruiziat, 1974).

Creşterea sistemului radicular este influenţată de aprovizionarea cu apă, substanţe minerale şi de însuşirile solului.

Macias ş.a. (1997) au studiat efectul allelopatic a 5 compuşi flavonoizi: flavanolul tambulin, calconele kukulcanin, heliannona A şi flavononele heliannona B şi C. În concentraţii de 10^{-4}–10^{-9} flavonoizii au efect asupra procesului de creştere a rădăcinii plantelor de orz şi asupra lungimii tulpinii. Efecte allelopatice au fost constatate şi în cazul a 13 sesquiterpene (din care 4 nou identificate), care sunt produse de tricome (Macias ş.a., 1996).

Tulpina este cilindrică, păroasă, în general neramificată, cu înălţimea de 0,6–2,2 m şi grosimea de 2–10 cm. La interior se află măduva. La partea terminală a tulpinii se află inflorescenţa: calatidiu (antodiu) şi în această zonă tulpina poate fi uşor curbată. La maturitate fiziologică tulpina are o culoare verde.

Înălţimea plantelor este o însuşire de soi şi este influenţată de factorii mediului ambiant. Un rol deosebit îl are stresul hidric. Astfel, în condiţiile unei presiuni a apei din sol de –1,5.... –1,55 MPa, înălţimea tulpinii este de 132–148 cm, comparativ cu plantele cultivate la o presiune medie a apei din sol de –0,4 MPa, care au înălţimea medie de 181 cm (Blanchet ş.a., 1992).

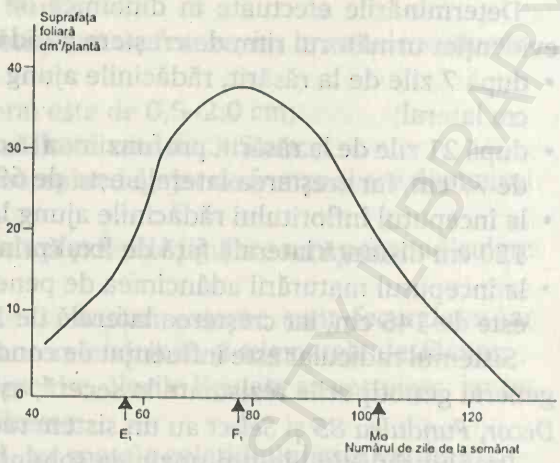

Fig. 6.3. Modificarea suprafeţei foliare pe parcursul perioadei de vegetaţie a florii-soarelui (Merrien şi Milan, 1992)

Frunzele prin rolul pe care îl au în captarea energiei din radiaţiile solare au un rol esenţial în desfăşurarea proceselor fiziologice din plante şi în realizarea producţiei.

Frunzele embrionare (cotiledoanele) sunt peţiolate, eliptice şi cărnoase. Frunzele adevărate au peţiolul lung, iar limbul este oval-cordat. Marginea limbului este dinţată.

Pentru diferenţierea mugurilor foliari sunt necesare 18–20 °C zi, considerând că temperatura activă este de 6 °C. Deficitul hidric din această perioadă poate să reducă numărul de muguri foliari care se formează.

Primele 2–3 perechi de frunze sunt opuse, după care filotaxia devine alternă. Numărul de frunze de la o plantă de floarea-soarelui variază între 12 şi 40 (Zanoschi şi Toma, 1985), cu o medie de 20–30, în funcţie de soi. Frunzele au în medie 85 stomate/mm^2 pe epiderma superioară şi 156 buc./mm^2 pe epiderma inferioară, iar deschiderea medie a ostiolei este de 38/7 μm (Sutcliffe, 1979).

Suprafaţa totală a frunzelor unei plante variază, după Blanchet ş.a. (1992), între 42,1 şi 69,7 dm^2, după Ţerbea ş.a. (1993), între 25 şi 80 dm^2, iar după Merrien şi Milan (1992), variază între 40 şi 70 dm^2. Suprafaţa totală asimilatoare a plantelor de floarea-soarelui de pe un hectar poate depăşi uneori 40 000 m^2 (Bîlteanu, 1993), realizând un maximum la începutul perioadei de înflorire (*Fig. 6.3.*).

Începând cu mijlocul lunii iunie, se constată reducerea drastică a suprafeţei foliare.

Suprafaţa frunzelor creşte de la baza plantelor spre treimea superioară. Cea mai mare suprafaţă foliară s-a determinat la frunzele 15–20, începând de la bază (Merrien şi Milan, 1992).

Masa totală a frunzelor reprezintă la mijlocul lunii iunie 53 % din masa organelor epigee.

Ţerbea ş.a. (1993) au constatat că mărirea densităţii plantelor de la 40 800 la 122 400 determină modificări fiziologice la nivelul aparatului foliar, prin reducerea suprafeţei acestuia şi a activităţii sale, ceea ce determină reducerea cantităţii de asimilate, scăderea biomasei unei plante şi în consecinţă diminuarea producţiei. Hibridul *Turbo* se caracterizează prin menţinerea aparatului foliar în stare mai activă, comparativ cu hibrizii *Select* şi *Festiv*.

Durata suprafeţei foliare reprezintă suma (integrală) a suprafeţei frunzelor unei plante de floarea-soarelui, măsurată zi de zi, pe toată durata ciclului de vegetaţie şi exprimată în $m^2 \times$ zi. Merrien şi Milan (1992) au constatat că pentru 1 m^2 de cultură de floarea-soarelui durata totală a suprafeţei foliare variază între 120 şi 200 $m^2 \times$ zi. Valoarea acestui indicator variază în funcţie de faza de vegetaţie şi de condiţiile din mediul ambiant, în special de aprovizionarea cu apă şi cu substanţe minerale.

Indicele suprafeţei foliare a plantelor de floarea-soarelui are valoarea optimă cuprinsă între 2,5 şi 3,0. Un indice mai mare al suprafeţei foliare nu permite recepţia unei cantităţi de radiaţii fotosintetic active mult mai mari, dar are efect negativ prin creşterea transpiraţiei totale. După Merrien şi Milan (1992), indicele suprafeţei foliare la plantele de floarea-soarelui variază între 7 şi 8.

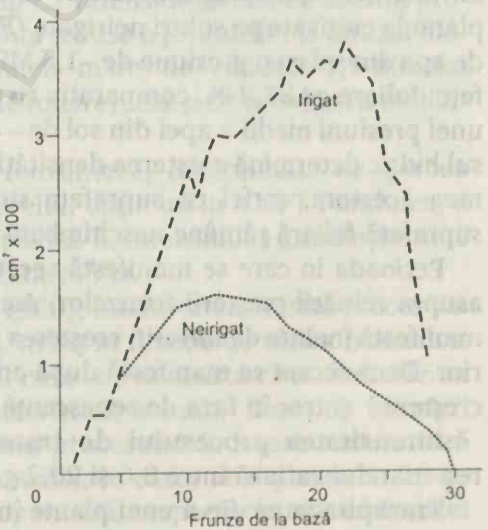

Fig. 6.4. Variaţia suprafeţei frunzelor de floarea-soarelui în soluri irigate şi neirigate (Ravson ş.a., 1980)

Creşterea frunzelor în suprafaţă se realizează pe baza

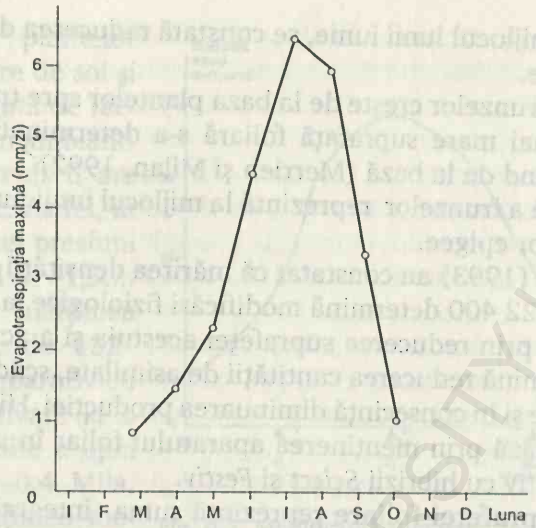

Fig. 6.5. Evapotranspirația maximă la plantele de floarea-soarelui (Morizet și Merrien, 1992)

funcționării meristemului lateral. Viteza de creștere a frunzelor este influențată de factorii mediului ambiant și mai ales de umiditatea solului. În condițiile unui sol bine aprovizionat cu apă suprafața frunzelor este net superioară comparativ cu cea a plantelor provenite de la plantele cultivate pe soluri neirigate *(Fig. 6.4.)*. Stresul hidric produs de apa din sol cu o presiune de –1,5 MPa determină reducerea suprafeței foliare cu 31,3 %, comparativ cu plantele cultivate în condițiile unei presiuni medii a apei din sol de – 0,4 MPa. În același timp, stresul hidric determină creșterea densității stomatelor, dar reduce mărimea acestora, astfel că suprafața stomatelor de pe o unitate de suprafață foliară rămâne neschimbată (Rawson ș.a., 1980).

Perioada în care se manifestă seceta are o importanță deosebită asupra reluării creșterii frunzelor. Astfel, în cazul în care seceta se manifestă înainte de înflorit, creșterea frunzelor poate fi reluată ulterior. Dacă seceta se manifestă după anteză, frunzele nu-și mai reiau creșterea și trec în faza de senescență (Connor și Jones, 1985).

Intensitatea procesului de transpirație a frunzelor de floarea-soarelui variază între 8,6 și 20,2 g/dm^2/h.

Transpirația medie a unei plante în luna iulie este de 22 l, iar pe întregul sezon este de 63 l (Morizet și Merrien, 1992). Cel mai mare consum de apă se realizează în perioada înfloririi (Guimez Ortiz ș.a., 1972), așa după cum rezultă și din graficul din *figura 6.5.*

Coeficientul de transpiraţie al plantelor de floarea-soarelui variază între 290 şi 705.

Intensitatea mare a procesului de transpiraţie poate fi explicată prin numărul mare al stomatelor, dimensiunile mari ale ostiolelor, rezistenţa mică a stomatelor (60–100 S/m), cât şi prin rezistenţa redusă a celulelor rădăcinii, la transportul apei. Reglarea intensităţii transpiraţiei prin închiderea stomatelor se realizează prin intervenţia acidului abscisic. Celulele din limbul foliar al plantelor expuse la stresul hidric au un conţinut de acid abscisic de 1,5 ori mai mare comparativ cu al plantelor provenite din parcele irigate.

Plantele de floarea-soarelui sunt rezistente la secetă datorită sistemului radicular bine dezvoltat, a capacităţii de reţinere a apei în ţesutul medular şi a posibilităţii frunzelor de deshidratare temporară şi de rehidratare. În acelaşi timp, frunzele, au rol deosebit în sinteza compuşilor organici, sunt aprovizionate cu apă din alte organe, în special din rădăcină. Astfel, rădăcina pierde în perioada cu stres hidric 74 % din apă, tulpinile 8 % şi frunzele 18 % (Merrien şi Milan, 1992).

Intensitatea procesului de fotosinteză variază la plantele de floarea-soarelui între 40 şi 50 mg $CO_2/dm^2/h$ (Merrian şi Milan, 1992). Deşi specie cu tip fotosintetic C_3, are intensitatea fotosintezei comparabilă cu a plantelor de tip C_4. Intensitatea mare a acestui proces poate fi justificată de rezistenţa redusă a ţesuturilor la difuzia dioxidului de carbon, de cantitatea mare de ribulozo-1,5-difosfat carboxilază (60 % din proteinele foliare), cât şi de activitatea mai intensă a acestei enzime.

Intensitatea procesului de fotosinteză, determinată de Ţerbea (1982) la 5 linii de floarea-soarelui, obţinute la ICCPT Fundulea, a variat între 25,4 şi 32,2 g CO_2/plantă/h, intensitatea asimilaţiei nete a fost de 11,8–13,5 g subst. uscată/m^2/zi.

După Rawson şi Constable (1980), intensitatea acestui proces variază între 0,60 şi 1,43 mg $CO_2/m^2/s$, în funcţie de vârsta frunzelor. Valoarea maximă a fotosintezei nete se realizează când frunzele au 50–80 % din suprafaţa caracteristică soiului. Datorită formării eşalonate a frunzelor, intensitatea procesului de fotosinteză variază în funcţie de poziţia pe plantă. Astfel, în cazul unei plante cu 26 de frunze, cele situate în partea superioară, respectiv la nivelul frunzei 22 au cea mai mare intensitate a procesului de fotosinteză, aprovizionând cu asimilate calatidiul. Frunzele inferioare aprovizionează cu asimilate sistemul radicular (Merrien şi Milan, 1992).

Determinările efectuate de Merrien şi Milan (1992) au scos în evidenţă că valoarea maximă a intensităţii procesului de fotosinteză s-a înregistrat în lunile iunie–iulie (*Fig. 6.6.*), după care scade treptat, pe măsură ce frunzele trec de la faza de maturitate la cea de senescenţă. Scăderea intensităţii procesului de fotosinteză după înflorire se datoreşte scăderii activităţii enzimei ribulozo-1,5-difosfat carboxilază, mai mult decât la alte specii. Piquemol ş.a.(1992) au constatat că valoarea maximă a conţinutului în ribulozo-1,5-difosfat carboxilază se înregistrează în frunzele din etajele superioare, în perioada de la începutul înfloririi.

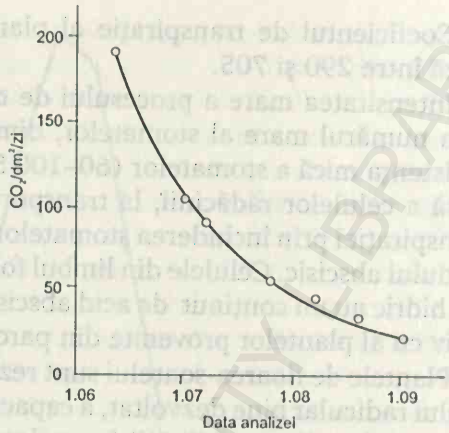

Fig. 6.6. Variaţia intensităţii fotosintezei la frunzele de floarea-soarelui (Morizet şi Merrien, 1992)

Eckart ş.a. (1971) au constatat că plantele izolate de floarea-soarelui au intensitatea fotosintetică maximă la o intensitate luminoasă de 400 W/m^2. În cazul culturilor la care indicele suprafeţei foliare este de 1,2, intensitatea fotosintetică maximă se realizează la 500 W/m^2, în timp ce la indicele suprafeţei foliare de 1,8 are loc la 600 W/m^2.

Coeficientul de utilizare a energiei fotosintetic active (PAR) are valoarea de 0,9, datorită dispoziţiei aproape orizontale a frunzelor (Kiniry ş.a., 1989).

Corelaţia dintre intensitatea fotosintezei şi nivelul radiaţiilor, în apropierea punctului de compensare pentru lumină, este liniară (Sharp ş.a.,1984), intensitatea fotosintezei scăzând pe măsură ce nivelul radiaţiilor creşte. Această corelaţie negativă cunoscută sub denumirea de efectul Kok nu este atribuită modificării intensităţii fotosintezei, ci intensităţii procesului de respiraţie, sub influenţa luminii.

Fiind o specie de tipul fotosintetic C_3, floarea-soarelui se caracterizează prin prezenţa procesului de **fotorespiraţie**. În acest proces se pot utiliza până la 10 mg $CO_2/dm^2/h$.

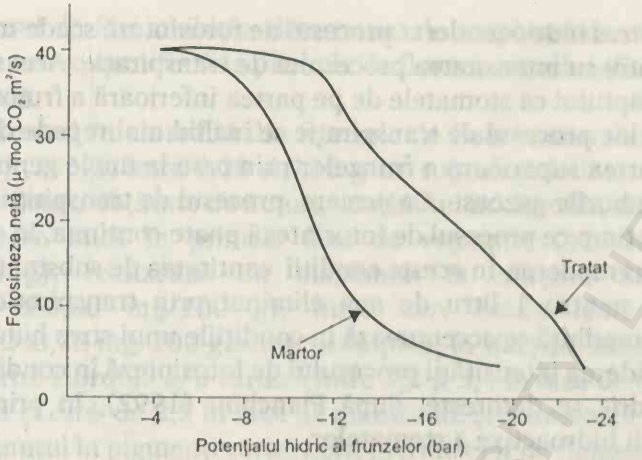

Fig. 6.7. Influența adaptării plantelor la stresul hidric asupra intensității procesului de fotosinteză

Temperatura este un factor important care influențează intensitatea procesului de fotosinteză. Creșterea temperaturii până la 27 °C stimulează acest proces, valorile mai mari determinând o plafonare, urmată apoi de diminuarea intensității fotosintezei.

Potențialul hidric scăzut determină scăderea intensității procesului de fotosinteză, dar diminuarea repetată a acestui potențial determină un proces adaptativ (Matthews și Boyer, 1984). Adaptarea la secetă prin menținerea plantelor tinere, timp de 2 săptămâni, la un conținut al apei din sol de 25 % și apoi la o umiditate normală de 49 %, determină menținerea nivelului mai ridicat al fotosintezei nete (*Fig. 6.7.*).

Younis ș.a. (1979) au constatat că potențialul hidric foliar scăzut determină reducerea sintezei ATP-ului la 35–40 % față de martor. Activitatea cloroplastelor scade, stomatele se închid și fotosinteza netă diminuează. Ortiz-Lopez ș.a. (1991) consideră că la un potențial hidric redus, care nu determină închiderea stomatelor, scăderea fotosintezei nete este cauzată de creșterea energiei de activare a enzimelor.

În condiții de stres hidric, Gemenez ș.a. (1992) au constatat reducerea intensității fotosintezei de la 25 la 5 μmol/m^2/s cauzată de scăderea cantității de ribulozo-1,5-difosfat, de la 130 la 40 μmol/m^2 la soiul SH-3622 și de la 80 la 40 μmol/m^2 la soiul *Sungro 380*.

Stresul hidric afectează, după Boyer (1976), mai mult procesul de creștere, comparativ cu procesul de fotosinteză. De asemenea, în con-

diţii de stres hidric moderat procesul de fotosinteză scade mai puţin, comparativ cu intensitatea procesului de transpiraţie. Aceasta se datoreşte faptului că stomatele de pe partea inferioară a frunzelor prin care are loc procesul de transpiraţie se închid mai repede decât cele de pe partea superioară a frunzelor prin care la unele genotipuri au loc schimburile gazoase. Ca urmare, procesul de transpiraţie este inhibat, în timp ce procesul de fotosinteză poate continua, în condiţiile unui stres moderat. În aceste condiţii cantitatea de substanţă uscată, produsă pentru 1 litru de apă eliminat prin transpiraţie, creşte. Această tendinţă se accentuează în condiţiile unui stres hidric accentuat. Scăderea intensităţii procesului de fotosinteză în condiţiile stresului hidric se datoreşte, după Planchon (1992), în primul rând închiderii hidroactive a stomatelor.

Intensitatea procesului de fotosinteză se menţine în condiţiile unui stres moderat şi din cauza faptului că transportul electronilor prin lanţul de substanţe transportoare de electroni este mult mai puţin afectat, comparativ cu alte specii.

Deficitul hidric determină, în general, un fenomen pasiv de modificare a potenţialului osmotic celular. Plantele de floarea-soarelui au însă o mare capacitate de ajustare osmotică, ceea ce determină menţinerea presiunii de turgescenţă (Boyer, 1976), asigurându-se astfel deschiderea stomatelor la un potenţial hidric scăzut. Ajustarea osmotică permite frunzelor să supravieţuiască în condiţiile unei umidităţi a solului şi a unor schimburi gazoase mai mici care se manifestă prin creşterea raportului fotosinteză/transpiraţie.

Modificarea lentă a deficitului hidric determină închiderea stomatelor de pe faţa superioară a frunzelor la un potenţial osmotic foliar de –1,6 MPa, iar a celor de pe faţa inferioară la –1,4 MPa. Aceasta evidenţiază faptul că procesul de fotosinteză se poate desfăşura în condiţii în care transpiraţia este inhibată (Planchon, 1992). Modificarea rapidă a deficitului hidric determină închiderea stomatelor de pe ambele feţe ale frunzelor, la acelaşi potenţial osmotic foliar.

După Rawson (1979), stresul hidric afectează mai mult frunzele tinere decât cele mature. Astfel, potenţialul hidric foliar cuprins între – 1,0 şi – 2,0 MPa determină scăderea bruscă a fotosintezei nete a frunzelor 7–10, în timp ce la frunza a 5-a diminuarea a fost mult mai redusă.

Transportul electronilor în procesul de fotosinteză pare să fie puţin perturbat de stresul hidric. Acesta se desfăşoară în condiţii corespunzătoare până în faza de senescenţă (Planchon, 1992).

Procesul de fotoinhibiţie, determinat de surplusul de energie de excitaţie, nu se manifestă la plantele de floarea-soarelui (Strap şi Boyer, 1986).

Conţinutul în clorofilă din frunzele de floarea-soarelui variază, după Gej (1967), între 0,08 şi 0,16 g/m^2 suprafaţă foliară.

După datele obţinute de autori, conţinutul în clorofilă al frunzelor are valoare mică în primele faze de vegetaţie (121,28–167,65 mg/100 g), realizează un maximum la sfârşitul lunii iulie (234,39–260,00 mg/100 g), după care scade lent până la 155,16–203,72 mg/100 g subst. proaspătă, la sfârşitul lunii august.

Raportul clorofilă a/b variază între 3,2 şi 3,4 în faza de tinereţe a frunzelor şi este de 2,5 în faza de maturitate şi senescenţă.

Conţinutul în pigmenţi carotenoizi al frunzelor de floarea-soarelui variază între 6,2 şi 6,5 mg/100 g în faza de tinereţe şi creşte la 11,8–14,1 mg/100 g în faza de senescenţă.

Activitatea enzimatică din frunzele de floarea-soarelui are o dinamică caracteristică.

Activitatea nitratreductazei prezintă un maximum la începutul fazei de umplere a seminţelor, în cazul frunzei a 14-a, şi la mijlocul perioadei de înflorire, în cazul frunzei a 20-a (Piquemol ş.a., 1992).

Activitatea zaharozo sintetazei, enzimă ce catalizează biosinteza zaharozei, are valoarea maximă în frunzele a 19–20-a, în perioada ce precede căderea petalelor (soiul *Pharaon*).

Activitatea catalazei are valoarea maximă în frunzele tinere şi diminuează ca intensitate pe parcursul perioadei de vegetaţie. *Activitatea peroxidazei* nu a fost identificată în frunzele tinere de floarea-soarelui, în timp ce *activitatea ascorbinoxidazei* are valoarea maximă în aceste frunze.

Intensitatea procesului de respiraţie la plantele de floarea-soarelui este de 256,2 mg CO_2/kg/h. Cea mai mică valoare a intensităţii acestui proces a fost determinată la rădăcini: 78,2 mg CO_2/kg/h, iar cea mai mare la florile fertile: 950,7 mg CO_2/kg/h. Intensitatea procesului de respiraţie a frunzelor a avut valori intermediare şi a variat între 172,9 mg CO_2/kg/h la frunzele bazale cu un grad mai avansat de maturitate şi 298,9 mg CO_2/kg/h la frunzele apicale, mai tinere (*Fig. 6.8.*).

Permeabilitatea membranelor plasmatice are cele mai mici valori la frunzele tinere. Pe parcursul procesului de maturare şi senescenţă permeabilitatea acestor membrane creşte în medie de 2,1

ori, ceea ce facilitează contactul dintre enzime şi substrat şi drept urmare procesele biochimice care au loc la nivel celular se intensifică.

Conţinutul în ioni liberi creşte pe parcursul perioadei de vegetaţie, de la o valoare medie pe plantă de 24,6 μS, în data de 11 iunie, la 39,9 μS, în data de 19 august. În luna iunie, diferenţa dintre frunzele bazale şi apicale este doar de 2,6 μS, pentru ca în luna iulie diferenţele să fie de 12,2 μS, cele mai mari valori fiind determinate la frunzele bătrâne (*Fig. 6.9.*). În acelaşi timp conţinutul în ioni liberi din achene este de 2–3 ori mai mic comparativ cu cel al frunzelor, iar conţinutul pericarpului este de 1,4–1,7 ori mai mare comparativ cu al seminţei.

Conţinutul în proteine solubile al frunzelor de floarea-soarelui este mai mare în faza de început a înfloririi, precum şi în frunzele care provin de la plante din culturi irigate, comparativ cu cele provenite din culturi neirigate.

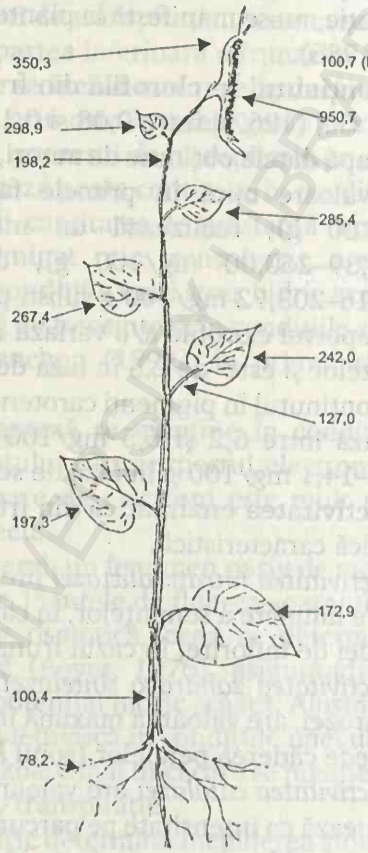

Fig. 6.8. Intensitatea respiraţiei la plantele de floarea-soarelui

Factorii care influenţează procesul de creştere a plantelor de floarea-soarelui sunt temperatura, umiditatea solului şi conţinutul acestuia în elemente minerale.

Temperatura activă la care se poate desfăşura procesul de creştere este de 7 °C . Temperatura optimă variază între 18 şi 22 °C, iar suma temperaturilor active din perioada răsărit–înflorit variază între 811–840 °C (Bîlteanu, 1992). Merrien şi Milan (1992) consideră că temperatura activă pentru procesul de creştere este de 6 °C, cu o valoare medie de 7,2 °C.

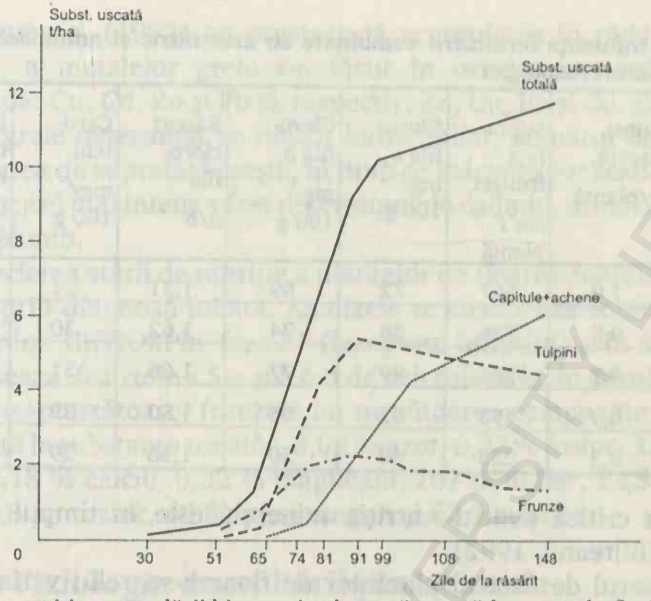

Fig. 6.9. Repartiţia acumulării biomasei-substanţă uscată în organele florii-soarelui (Merrien şi Milan, 1992)

Plantele tinere cu 1–2 frunze pot să reziste la temperaturi negative de – 5... – 8 °C.

Umiditatea moderată a solului poate să contribuie la realizarea unei producţii mari. Excesul de apă determină o transpiraţie intensă şi o suprafaţă foliară mare, excedentară, care conduce la realizarea unui indice de recoltă redus.

În condiţii de secetă plantele de floarea-soarelui sunt expuse unui proces de adaptare, care are loc în perioada de preînflorire. După această perioadă, stresul hidric determină senescenţa frunzelor. În aceste condiţii biosinteza lipidelor este inhibată şi are loc redistribuirea asimilatelor, ceea ce previne pierderile mari de recoltă.

Mojayad şi Planchon (1994) au constatat că reglarea deschiderii stomatelor în condiţii de secetă pare să fie asociată cu heterozisul, care poate genera o toleranţă la deficitul hidric intern în hibrizii F_1.

Aprovizionarea corectă cu apă şi cu substanţe minerale asigură o creştere corespunzătoare a plantelor de floarea-soarelui.

În ceea ce priveşte **nutriţia minerală**, floarea-soarelui prezintă particularitatea că absoarbe şi metabolizează cu uşurinţă fierul (Lauchli şi Bieleski, 1983). Aprovizionarea corespunzătoare cu NPK a plantelor de floarea-soarelui asigură eficienţa procesului de creştere.

Tabelul 1. **Influenţa fertilizării combinate cu azot nitric şi amoniacal asupra unor indicatori fiziologici**

NO_3: NH_4	Subst. uscată, g/plantă	Suprafaţa frunzei, cm^2/plantă	Clorofilă *a*, mg/100 g	Clorofilă *b*, mg/100 g	Raport clorofilă *a/b*	Caroteni, mg/100 g	Int. fotosint., mg CO_2/dm_2/oră
100:0	7,0	667	72	59	1,31	21	11,0
75:25	9,8	756	88	74	1,62	30	11,7
50:50	8,7	707	89	77	1,66	31	11,2
25:75	6,9	493	82	68	1,50	33	9,9
0:100	3,3	253	68	50	1,18	29	7,0

Perioada critică pentru nutriţia minerală este în timpul creşterii iniţiale (Bîlteanu, 1992).

Necesarul de azot al plantelor de floarea-soarelui variază între 140 şi 200 kg/ha, cea mai mare cantitate depozitându-se în achene şi în frunze. Excesul de azot (40 meq/l) inhibă acumularea substanţei uscate în plantele de floarea-soarelui (Pandev şi Dulcheva, 1984). În primele săptămâni de vegetaţie, excesul de azot determină acumularea acestuia sub formă minerală, care, ajungând la niveluri de toxicitate, determină piticirea plantelor (Ştefan, 1996). În condiţiile solurilor acide determină "îngălbenirea" frunzelor de floarea-soarelui (Stoymenov ş.a., 1979), caracterizată prin dereglarea metabolismului azotului şi implicit a enzimelor specifice. În solurile acide, intens fertilizate cu azot, necesarul plantelor de floarea-soarelui pentru molibden creşte, datorită faptului că acest ion asigură un ritm normal de desfăşurare a metabolismului azotului.

Nitraţii stimulează creşterea în lungime a rădăcinii şi a tulpinii, precum şi acumularea substanţei uscate în aceste organe. Cele mai mari acumulări de substanţă uscată şi de compuşi proteici s-au constatat în cazul aplicării unei fertilizări combinate cu azot nitric şi amoniacal în care raportul a fost: 75 : 25 % (Mitreva, 1988). Rezultate asemănătoare a obţinut şi Kovacheva ş.a. (1988), aşa după cum rezultă din datele prezentate în *tabelul 1.*

Carenţa de azot reduce suprafaţa frunzelor, conţinutul acestora în clorofilă şi în substanţă uscată (Pandev şi Dulcheva, 1984). După Tanaeva ş.a. (1988), carenţa de fosfor nu a fost un factor limitativ pentru producţie, în solurile acide.

Kastori ş.a. (1992) au precizat că acumularea în rădăcini şi în frunze a metalelor grele s-a făcut în următoarea ordine descrescândă: Cu, Cd, Zn şi Pb şi, respectiv, Zn, Cu, Pb şi Cd. Excesul de metale grele determină un deficit hidric foliar, numărul de stomate pe unitatea de suprafaţă creşte, în timp ce mărimea lor scade. Efectul fiziologic cel mai intens a fost determinat de cadmiu, urmat de cupru, zinc şi plumb.

Aprecierea stării de nutriţie a plantelor de floarea-soarelui se poate face prin diagnoză foliară. Analizele se efectuează conform recomandărilor CETIOM în faza F1 (începutul înfloririi) şi în acest scop se utilizează frunzele a 5-a şi a 6-a de sub calatidiu. În cazul unei nutriţii corespunzătoare, frunzele au următoarea compoziţie chimică, raportată la substanţa uscată : 3,08 % azot, 0,37 % fosfor, 3,91 % potasiu, 2,18 % calciu, 0,32 % magneziu, 107 ppm fier, 12,5 ppm cupru, 45,8 ppm zinc, 44,8 ppm mangan şi 62,3 ppm bor.

6.3. Fiziologia dezvoltării plantelor de floarea-soarelui

Procesul de formare a inflorescenţei este iniţiat când planta are 7–8 frunze şi durează 20–25 zile. Vrânceanu (1974) menţionează că există forme de floarea-soarelui de zi scurtă şi de zi lungă, dar cu toate acestea se poate considera că specia este neutră din punctul de vedere al fotoperioadei, iar temperatura reprezintă principalul factor pentru inducţia florală.

Diferenţierea mugurilor florali este stimulată de toţi factorii care favorizează procesul de creştere: temperaturi cuprinse între 18 şi 20 °C, nutriţia corespunzătoare cu substanţe minerale şi mai ales cu bor, aprovizionarea corespunzătoare cu apă etc. Almeida ş.a. (1996) au constatat că acidul giberelic grăbeşte inducţia florală şi formarea meristemului floral. Această acţiune este mai evidentă în perioada sensibilă, respectiv după 15 zile de la semănat, în timp ce concentraţia de gibereline are o importanţă mai redusă.

Formarea florilor în inflorescenţă are loc în sens centripet, iar numărul de rânduri de flori şi deci diametrul calatidiului este dependent de densitatea culturii, intensitatea procesului de fotosinteză şi de aprovizionarea cu azot.

Calatidiul are diametrul de 10–40 cm. Pe partea inferioară sunt dispuse hipsofile verzi şi păroase, care formează involucrul. Pe marginea calatidiului se găsesc flori galbene, ligulate şi sterile. Pe supra-

faţa superioară a calatidiului se găsesc flori tubulare, hermafrodite, fertile. Petalele florilor de floarea-soarelui conţin 11 triterpene: helianol, taroxasterol, psi-taroxasterol, α-amirin, β-amirin, lupeol, taroxerol, cicloartenol, 24-metil-cicloartenol, tirucalla-7,24-dienol şi dammaradienol. Dintre aceştia helianolul deţine ponderea şi reprezintă 29–86 % din fracţiile triterpenice extrase în alcooli (Akihisa ş.a., 1996).

Fiecare floare tubulară este alcătuită dintr-un receptacul concav, care închide ovarul inferior, 2-carpelar, sincarpic. Pe marginea receptaculului se fixează două sepale reduse, solziforme şi corola alcătuită din 5 petale unite sub forma tub terminat cu 5 dinţişori. Baza corolei prezintă o îngroşare inelară formată dintr-un ţesut nectarifer.

Staminele, în număr de 5, sunt fixate de tubul corolei şi concrescute prin antere, sub forma unui tub. Maturarea anterelor determină expresia a trei gene, puţin înainte de deschiderea florilor şi în timpul polenizării. Aceste gene codifică sinteza unor proteine bogate în prolină ale căror funcţii fiziologice nu se cunosc (Evarard ş.a., 1991).

Gineceul este bicarpelar, sincarpic, cu ovarul inferior ce conţine un singur ovul. Stilul trece prin tubul format de stamine şi se termină cu un stigmat alcătuit din doi lobi păroşi.

Durata de formare a capitulului este de 21–33 zile, iar perioada de înflorire variază în funcţie de soi şi nu depăşeşte 9 zile. Înflorirea include mai multe etape. Întâi se deschid hipsofilele care alcătuiesc involucrul calatidiului, apoi florile ligulate şi numai după câteva zile se deschid în sens centripet florile tubuloase, fertile. După Zanoschi şi Toma (1985), durata de viaţă a unei flori tubuloase este de 24–36 ore, iar perioada de înflorire a unui calatidiu este de 8–12 zile. Durata perioadei de înflorire la toate plantele dintr-o parcelă variază între 15 şi 20 zile (Merrien şi Milan, 1992).

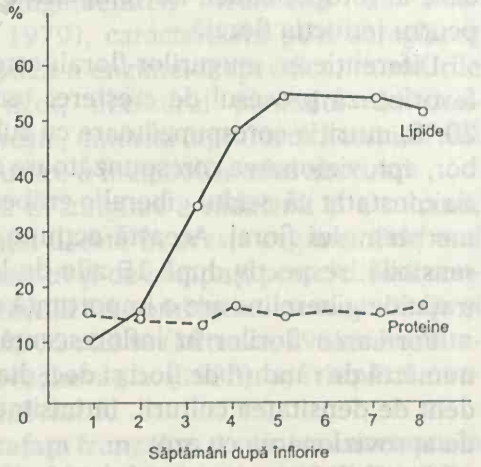

Fig. 6.10. Acumularea lipidelor şi a proteinelor în achenele florii-soarelui (Merrien şi Milan, 1992)

Polenizarea este încrucişată şi este făcută de insec-

te. Grăuncioarele de polen de formă sferică şi uşor turtite au diametrul de 35–45 μ. Exina este spinulată, 3 colpovrată.

Grăuncioarele de polen germinează după 5–10 minute, iar creşterea tubului polinic este foarte rapidă, astfel încât după 30–40 de minute de la polenizare ajunge la sacul embrionar. Dubla fecundare are loc după 1–2 ore de la polenizare, rezultând fructul care este o achenă. Formarea achenelor şi acumularea substanţelor de rezervă în seminţe durează 35–52 zile.

În cursul înfloririi calatidiul devine principalul centru pentru translocarea substanţelor fotosintetizate (*Fig. 6.10.*).

Heliotropismul inflorescenţelor de floarea-soarelui, care reprezintă o mişcare relativ rapidă în funcţie de poziţia soarelui, nu poate fi explicat prin diferenţe de creştere produse sub influenţa hormonilor. Ehleringer şi Forseth (1980) consideră că această mişcare este determinată de modificările de turgescenţă a celulelor.

6.4. Translocarea substanţelor fotosintetizate

În prima etapă a procesului de creştere, transportul asimilatelor este dirijat prioritar spre rădăcină, ceea ce determină ca masa acesteia să fie mai mare ca a organelor aeriene. La nivelul rădăcinii, transportul este dirijat prioritar spre apexul rădăcinii principale şi spre rădăcinile secundare din apropierea coletului. În etapa a doua a procesului de creştere, substanţele fotosintetizate sunt transportate prioritar spre organele aeriene, ceea ce stimulează procesul de creştere a acestora. După înflorire are loc redirijarea substanţelor fotosintetizate spre inflorescenţe.

Cercetările efectuate de Piquemat ş.a. (1992), cu dioxid de carbon marcat ($^{14}CO_2$), au evidenţiat că translocarea substanţelor marcate este redusă în perioada de început a înfloririi. La mijlocul perioadei de înflorire, translocarea substanţelor fotosintetizate către calatidiu se accentuează. Determinările efectuate la sfârşitul perioadei de înflorire au evidenţiat că după 24 de ore cantitatea de substanţe marcate din calatidiu este mai mare comparativ cu cea din frunze.

Principala formă de transport a compuşilor organici o reprezintă zaharoza. Biosinteza acestei substanţe este catalizată de enzima zaharozo fosfat sintază. Activitatea maximă a acestei enzime a fost determinată în frunzele mature şi scade rapid după această fază. Merrien şi Milan (1992) au constatat că 1 gram de frunză poate sintetiza 200 μmol zaharoză, ceea ce reprezintă doar 25 % din carbonul fi-

xat. Aceasta este deci una din cauzele care determină diminuarea translocării asimilatelor. Surplusul de glucide netranslocat spre achene este depozitat temporar în organele vegetative ale plantelor.

După cum s-a subliniat de Piquemat ş.a. (1992), biosinteza zaharozei are loc în proporţie mai mare în frunzele situate la nivelul mijlociu sau superior al plantelor. De asemenea, s-a constatat că stresul hidric favorizează translocarea asimilatelor spre inflorescenţe, în detrimentul celorlalte organe vegetative. După Tietz ş.a. (1981), un rol important în translocarea asimilatelor îl are acidul abscisic. Pe tot parcursul perioadei de înflorire, conţinutul în acid abscisic din flori creşte mai accentuat în cazul plantelor cu stres hidric comparativ cu cele irigate, iar sinteza zaharozei este mai intensă.

Transportul asimilatelor din frunze este influenţat de nutriţia minerală a plantelor. Stanov ş.a. (1979) au precizat că prezenţa unei cantităţi mai mari de sulf în soluţia nutritivă întârzie translocarea noilor asimilate. În schimb, cantităţile mai mari de azot, fosfor, potasiu, calciu şi magneziu nu produc modificări esenţiale în transportul acestor produse.

Principalele substanţe care sunt retranslocate din organele vegetative spre achene sunt glucidele şi proteinele. Glucidele depozitate în organele vegetative sub formă de amidon suferă un proces de hidroliză din care rezultă glucoză. Din acest compus se biosintetizează zaharoza, principala formă de transfer a glucidelor, care se depozitează în achene în cantitate redusă, dar care este utilizată pentru biosinteza lipidelor.

Proteinele depozitate temporar în organele vegetative sunt hidrolizate, rezultând aminoacizii componenţi. În acest proces se utilizează şi ribulozo-1,5-difosfat carboxilaza. Încă cu 30 de zile înainte de înflorire, cantitatea acestei enzime din frunze scade cu 80 %, în aceeaşi perioadă conţinutul achenelor în proteine crescând cu 5 % (Merrien şi Milan, 1992). Aminoacizii rezultaţi din biodegradarea proteinelor sunt retranslocaţi din organele vegetative, prin floem, până la achene, unde are loc un proces de resinteză a proteinelor.

6.5. Depozitarea substanţelor de rezervă

Substanţele minerale absorbite prin rădăcini sunt transportate în toate organele plantei. Cea mai mică cantitate se acumulează în rădăcini şi cea mai mare în achene şi în frunze. Cantitatea care se acu-

Tabelul 6.1. **Conţinutul mediu în azot al diferitelor organe ale florii-soarelui (% substanţă uscată)** *(După Merrien şi Milan, 1992)*

Organul plantei	Faza de creştere şi dezvoltare		
	E1	F4	M2
Rădăcini	1.07	0,48	0,42
Tulpini	1,96	0,69	0,52
Frunze	5,33	3,33	1,46
Capitule	6,00	1,23	1,12
Achene	–	2,39	2,88

mulează variază şi în funcţie de fenofază, aşa după cum rezultă din datele referitoare la azot, prezentate în *tabelul 6.1.*

Cantitatea de substanţe fotosintetizate şi, respectiv, producţia care se obţine este determinată genetic şi este influenţată de factorii externi. Dintre factorii interni prezintă importanţă suprafaţa foliară maximă din perioada de înflorit şi durata suprafeţei foliare pe ciclul de vegetaţie (Merrien ş.a.,1981), citochininele care au un efect stimulator şi acidul abscisic cu efect inhibitor asupra acumulării asimilatelor. Dintre factorii externi o importanţă deosebită o are temperatura, valoarea optimă pentru depozitarea substanţelor de rezervă variind între 18 şi 22 °C. Temperaturile ce depăşesc 30 °C pot să determine creşterea procentului de seminţe seci.

În condiţii favorabile de mediu, Szirtes (1979) a realizat o creştere a producţiei la floarea-soarelui prin stropiri foliare cu azot în timpul formării achenelor sau prin tratamente foliare cu citochinine.

Durata perioadei de depozitare a substanţelor de rezervă în achene variază între 35 şi 52 de zile. Acumularea substanţelor de rezervă variază în funcţie de fenofază, este mai lentă la începutul înfloririi (98 g/plantă), creşte spre sfârşitul înfloririi la 122 g/plantă şi ajunge la 159 g/plantă la maturitate.

La o densitate de 70 000 plante/ha şi la un număr de achene de 1 500/calatidiu, cu greutatea medie de 50 g/1000 seminţe, producţia medie este de 5,2 t/ha. Realizarea acestei producţii necesită pentru biosinteza substanţelor organice: 50 de zile cu insolaţie, 170–250 mm apă şi 140 kg azot.

Potenţialul productiv al plantelor de floarea-soarelui, în condiţii normale de cultură, este influenţat de temperatură şi radiaţiile solare. Cantagallo ş.a. (1997) au constatat că există o corelaţie semnifica-

tiv pozitivă între numărul de achene, radiaţiile interceptate şi cele incidente cu lungime de undă scurtă, din perioada de început a înfloririi şi recoltare. S-a constatat că plantele umbrite după înflorit au o scădere semnificativă a numărului de seminţe, comparativ cu cele umbrite înainte de înflorit. Între numărul de achene şi temperatură s-a constatat existenţa unei corelaţii reduse.

Substanţele biosintetizate în achene variază în funcţie de etapa fazei de maturare. La începutul acestei etape în achene se acumulează glucide solubile. Sinteza lipidelor este iniţiată mai întâi în achenele periferice, datorită vascularizării mai bune a acestei regiuni. Biosinteza lipidelor nu are loc în primele 10–15 zile după polenizare (McMahon şi Stumpf, 1966). În faza M3, biosinteza lipidelor este foarte activă, Merrien şi Milan (1992) constatând că aproximativ 75 % din carbon este utilizat în acest proces.

Analizele biochimice efectuate la achenele prelevate din diferite părţi ale capitulului au relevat faptul că proporţia de proteine nu variază semnificativ. În ceea ce priveşte conţinutul în lipide, s-au constatat variaţii mai mari. Achenele din zonele periferice au avut un conţinut de 45,0 %, cele din zona intermediară — 39,0 % şi cele din zona centrală — 35,7 % (Merrien şi Milan, 1992).

Pentru creşterea masei achenelor cu 1 gram, frunzele trebuie să intercepteze 1 MJ energie (Picq, 1988). Acumularea substanţei uscate în achene este evaluată la 53, 6 g/plantă, ceea ce corespunde cu 55 mg substanţă uscată/1 litru apă eliminată prin transpiraţie.

Glucidele de rezervă din seminţele de floarea-soarelui sunt reprezentate de amidon. Dusterhoft ş.a. (1992) au constatat că exceptând acest component, seminţele de floarea-soarelui conţin şi următoarele poliglucide, raportate la conţinutul total al acestora: celuloză (42 %), substanţe pectice (24 %), 4-O-metil glucuronoxilani cu 8–18 acizi uronici substituiţi (24 %), (gluco) manani (5 %) şi fucoxiloglucani (4–5 %).

Proteinele care se acumulează în achene provin în principal din remobilizarea proteinelor foliare (Blanchet, 1989), iar din aminoacizii rezultaţi se sintetizează în seminţe heliantina, principala proteină de rezervă. Sinteza acestei proteine este codificată de genele HaG 3D (Jordano ş.a., 1989).

Sinteza lipidelor se realizează plecând de la zaharoza nou-formată în frunze (Chenesseau ş.a.,1985) şi din compuşi glucidici ce provin atât din tulpini, cât şi din frunze (Blanchet, 1989). Acetil CoA rezultată din procesul de glicoliză este utilizată în cloroplaste pentru sinte-

za acizilor graşi cu C16 şi C18, care la rândul lor sunt folosiţi în reticulul endoplasmatic neted în procesul de interconversie pentru formarea altor acizi graşi, cât şi în procesul de esterificare a glicerolului, din care rezultă lipidele. Lipidele de rezervă se depozitează în mici vezicule provenite din reticulul endoplasmatic neted, oleozomi, care sunt acoperite cu un strat simplu de fosfolipide printre care se găsesc intercalate molecule de proteine în formă de umbrelă, oleozine, cu greutatea moleculară de 19 şi de 20 kDa.

Lipidele din achenele de floarea-soarelui conţin 84 % acizi graşi nesaturaţi şi 18 % acizi graşi saturaţi. Dintre acizii graşi ponderea o deţine acidul linoleic. Merrien şi Milan (1992) menţionează următoarea compoziţie a acizilor graşi din achenele de floarea-soarelui:

acid linoceric (C24:0)	0,23 %
acid behenic (C22:0)	0,89 %
acid arahidonic (C20:0)	0,34 %
acid gadoleic (C20:1)	0,10 %
acid stearic (C18:0)	4,75 %
acid oleic (C18:1)	19,80 %
acid linoleic (C18:2)	67,00 %
acid heptadecanoic (C17:0)	6,00 %
acid heptadecanoic (C17:1)	0,01 %
acid palmitoleic (C16:1)	0,08 %

Conţinutul în lipide este mai mare în cazul plantelor cu mai multe frunze active, iar senescenţa acestora determină diminuarea acumulărilor lipidelor. Conţinutul în lipide şi proporţia acestora în acizi linoleic, oleic şi palmitic variază în funcţie de poziţia achenelor în inflorescenţă (Zimmerman şi Fick, 1973) şi în funcţie de temperatură.

Temperaturile ridicate din perioada de maturare determină scăderea conţinutului în lipide al achenelor. Cel mai mare conţinut al achenelor în lipide s-a determinat la temperaturi diurne de 18 °C şi temperaturi nocturne de 13 °C şi cel mai mic conţinut la 36 °C şi, respectiv, 31 °C. Temperaturile ridicate au determinat în acelaşi timp scăderea conţinutului de acid linoleic din achene şi creşterea celui de acid oleic (Merrien şi Milan, 1993). Temperaturile coborâte (19 °C) determină scăderea conţinutului în acid oleic şi creşterea conţinutului de acid linoleic, fără să se modifice conţinutul total al trigliceridelor (Garces ş.a., 1994).

Calitatea uleiului este determinată de proporţia dintre trei grupe de acizi graşi: saturaţi (16:0 şi 18:0), mononesaturaţi (18:1) şi poli-

nesaturaţi (18:2 şi 18:3). Kabbaj ş.a. (1996) scot în evidenţă faptul că în desaturarea acizilor graşi sunt implicate trei enzime. Stearoil - ACP desaturaza, care este codificată de nucleu, se găseşte în stroma plastidelor şi induce formarea primei duble legături în lanţul acidului gras, rezultând oleoil - ACP. Cea de a doua enzimă, oleoil - PC desaturaza, a fost identificată în fracţiunile de microzomi şi determină desaturarea oleoil - fosfotidilcolinei şi formarea linoleil - fosfatidilcolinei. Cea de a treia enzimă linoleil - PC desaturaza a fost identificată în reticulul endoplasmatic şi în plastide şi catalizează desaturarea linoleil - PC-ului, cu formarea de linolenil - PC.

Kabbaj ş.a. (1993) au constatat că genele care codifică linoleil - PC desaturaza se găsesc în frunze, iar cele care codifică stearoil - ACP desaturaza şi oleoil - PC desaturaza au fost identificate în embrion, după 12–20 zile de la polenizare.

Garces şi Mancha (1991) au constatat că oleoil - CP desaturaza are activitatea maximă la temperatura de 20 °C şi scade pe măsura creşterii temperaturii până la 46 °C. Rezultă deci că acumularea acizilor graşi la temperaturi ridicate este determinată de inhibarea activităţii oleoil - CP desaturazei, dar şi intensificarea activităţii stearoil - ACP desaturazei.

Osorio ş.a. (1995) au obţinut prin mutageneză o linie care are un conţinut de acid palmitic de 5 ori mai mare (25,2 %) şi un conţinut de acid palmitoleic de 3,7 ori mai mare comparativ cu martorul. Alte linii obţinute (CAS 3 şi CAS 8) au de 6 ori mai mult acid stearic (9,9–26,0 %), comparativ cu concentraţia normală din seminţe. Creşterea concentraţiei acestor acizi s-a făcut pe seama acidului oleic şi linoleic.

Nutriţia minerală are o importanţă deosebită pentru acumularea substanţelor de rezervă în achene. După Ignatiev (1959), pentru 100 kg de seminţe şi masa vegetativă corespunzătoare se extrag din sol 6–7 kg azot, 2,5 kg P_2O_5 şi 12–15 kg K_2O. Se remarcă faptul că floarea-soarelui este o mare consumatoare de potasiu. Din substanţele minerale absorbite se acumulează în achene peste 65 % din azot, 35 % din fosfor şi 10 % din potasiu (Bîlteanu, 1992).

Conţinutul ridicat de aluminiu din solurile acide determină micşorarea greutăţii şi volumului rădăcinilor şi diminuarea producţiei cu 60 % (Sandu ş.a., 1994).

O importanţă deosebită are forma de azot care este asimilată şi valoarea pH-ului soluţiei solului. Kovacheva şi Kudrev (1984) au precizat că plantele cultivate în azot nitric au un conţinut scăzut de azot

proteic în toate organele. Prezenţa azotului amoniacal în soluţia cu pH-ul 5 determină acumularea celei mai mari cantităţi de azot proteic. Acumulările se reduc la pH 6 şi cresc uşor la pH 7 şi 8, fără a ajunge la nivelul celor realizate la pH-ul 5. Cea mai mare acumulare de substanţă uscată şi de proteine s-a determinat în cazul nutriţiei combinate cu azot nitric şi azot amoniacal.

Cercetările efectuate de Sandu ş.a. (1994) cu 6 genotipuri de floarea-soarelui au precizat că stresul hidric (umiditate 40 %) reduce cu 42 % acumulările de biomasă. Stresul hidric din perioada de creştere are un efect mai redus asupra producţiei, determinând diminuarea acesteia cu 5,7 %. Stresul hidric din perioada de înflorire are un efect mult mai evident, determinând diminuarea producţiei cu 40,4 %, iar depozitarea substanţelor de rezervă în achene este necorespunzătoare (Blanchet ş.a., 1992). În acelaşi timp, stresul hidric influenţează şi natura substanţelor care se depozitează în achene. Astfel, seceta din perioada de maturare determină un conţinut redus de lipide în achene (Robelin, 1967). Aceasta se datoreşte faptului că biosinteza lipidelor are loc în ultima fază de umplere a seminţelor. În acelaşi timp, se remarcă o acumulare evidentă de proteine, care se biosintetizează timpuriu şi se retranslocă din aparatul vegetativ şi mai ales din frunze.

Stresul hidric intens este foarte dăunător, determinând reducerea suprafeţei foliare, avortarea florilor din centrul calatidiului şi umplerea incompletă a achenelor.

Faza cu sensibilitate maximă la stresul hidric este situată cu 20 de zile înainte şi după înflorit (Robelin, 1967). Seceta reduce de trei ori indicele de recoltă (Turner şi Rawson, 1982), datorită reducerii ritmului de translocare a asimilatelor spre sămânţă, cât şi retranslocării substanţelor din organele vegetative spre achene.

BIBLIOGRAFIE

Akihiso, T. ş.a. – Phytochemistry. 1996, 43, 1255–1260.

Almeida, J.A.S. ş.a. – Plant. Growth Regul. 1996, 19, 109–115.

Attucci, S. ş.a. – Plant. Physiol. 1991, 95, 390–398.

Blanchet, R. – Rapport dactivite INRA. Castanet, Tolosan,1989.

Blanchet, R. ş.a. – Le turnesol et l'eau. CETIOM, Paris, 1992, 45–55.

Boyer, J.S. – Plant. Physiol. 1968, 43, 1056–1062.

Boyer J.S. – în Water deficits and plant. growth. Kozlowski, vol. 4, 1976, 153–190.

Bradbeer, C., Stumpf, P.K. – J. Bio. Chem. 1959, 234, 498–501.

Cantagallo, J.E. ş.a. – Crop Sci. 1997, 37, 1780–1786.

Chenesseau, A.C. ş.a. – XI Int. Sunflower Conf. Mar del Plata, 1985, 51–56.

Connor, D.J., Palta, J.A. – XI Int. Sunflower Conf. Mar del Plata, 1985, 33–38.

Connor, D.J., Jones, T.R. – Field Crops Res. 1985, 12, 91–103.

Cruiziat, P., Bodet, C. – Ann. Agron. 1974, 24, 539–554.

Derbyshire, E. ş.a. – Phytochemistry. 1976, 15, 3–24.

Dusterhoft, E.M. ş.a. – J. Sci. Food Agric. 1992, 59, 151–160.

Ehleringer, J., Forsith, L. – Science. 1980, 210, 1094–1098.

Evarard, J.L. ş.a. – Plant. Mol. Biol. J. Fund. Res. Genet. Eng. 1991, 16, 271–281.

Garces, R., Mancha, M. – Phytochemistry. 1991, 30, 2127–2130.

Garces, R. ş.a. – Planta. 1994, 193, 473–477.

Gej, B. – Roczn. Nauk. roln. 176, 101, 7–19.

Giland, T., Han, I., Reinhold, L. – Israel J. Bot. 1970, 19, 447–450.

Gimenez, C. ş.a. – Plant. Physiol. 1992, 98, 516–524.

Goffner, D. ş.a. – J. Exp.Bot. 1988, 207, 1411–1420.

Guimenez, C. ş.a. – Plant. Physiol. 1992, 98, 516–524.

Henckel, P.A., Martynanova, K.L., Zubova, L.S. – Plant. Physiol. 1964, 11, 457–461.

Jordano, J. ş.a. – Plant. Cell. 1989, 1, 855–866.

Kabbaj, A. ş.a. – Helia, 1996, 19, 1–18.

Kastori, R. ş.a. – J. Plant. Nutr. 1992, 15, 2427–2439.

Kiniri, J.R. ş.a. – Field Crop Res. 1989, 20, 51–64.

Kovacheva,T., Kudriev, T. – Mineral Nutrition of Plants. Sofia, 1984,vol.IV, 211–214.

Kovacheva, T. ş.a. – Mineral Nutrition of Plants. Sofia, 1988, vol. V, 239–242.

Leon, A.J. ş.a. – Crop Sci. 1996, 36, 1666–1668.

Le Page Dyivri, M.T. ş.a. – Plant. Physiol. 1991, 92, 1164–1168.

Lyszcz, S. – Mineral Nutrition of Plants. Sofia, 1984, vol. IV, 131–134.

Macias, M.A. ş.a. – Phytochemistry. 1996, 43, 1205–1215.

Macias, M.A. ş.a. – Phytochemistry. 1997, 45, 683–687.

Marty, J.R. ş.a. – C.R. Conf. Intern. Tournesol. Clermont Ferrand, 1972, 46–53.

Matthews, M.A., Boyer, J.S. – Plant. Physiol. 1984, 74, 161–166.
Mazza, S., Gao, L. – Phytochemistry. 1994, 35, 237–239.
McDonough, W.T. – Nature (Londra), 1967, 214, 1147–1148.
McMahon, Y., Stumpf, P.K. – Plant. Physiol. 1966, 41, 148–156.
Merrien, A. ş.a. – Inf. Techn. CETIOM.1981, 77, 35–43.
Merrien, A., Grandin, L. – Le tournesol et l'eau. CETIOM, Paris, 1992, 75–90.
Merrien, A. – Cahier technique du turnesol, physiologie. CETIOM, Paris, 1986, 1–46.
Merrien, A., Milan, M.J. – Physiologie du turnesol. CETIOM, Paris, 1992.
Miller, C.O., Witham, F.H. – în Regulateur Naturales de la croissance vegetale. Paris, 1964.
Mitreva, N. – Mineral Nutrition of Plants. Sofia, 1988, vol. V, 57–62.
Mojayad, F, Planchon, C. – Crop Sci. 1994, 34, 103–107.
Morizet, J., Merrien, A. – Le turnesol et l'eau. CETIOM, Paris, 1992, 7–20.
Ortiz-Lopez, A. ş.a. – Plant. Physiol. 1991, 96, 1018–1025.
Ory, R.L. – Symposium Sed Proteins. Westport, Connecticut, 1972, 86–98.
Osorio, J. ş.a. – Crop Sci. 1995, 35, 739–742.
Pandev,S., Dulcheva, D. – Mineral nutrition of Plants. Sofia, 1984, vol. IV, 155–160.
Pearce, D.W. – Plant. Physiol. 1991, 95, 1197–1202.
Pfeiffer, I., Kutschera, U. – J. Exp. Bot. 1995, 46, 631–638.
Picq, G. – XII Int. Sunflower Conf. NoviSad, 1988, 81–85.
Piquemol, M. ş.a. – Le turnesol et l'eau. CETIOM, Paris. 1992, 32–44.
Rawson, H.M. – Aust. J. Plant. Physiol. 1979, 6, 109–120.
Rawson, H.M., Constable, G.A. – Aust. J. Plant. Physiol. 1980, 7, 555–573.
Rawson, H.M. ş.a. – Aust. J. Plant. Physiol. 1980, 7, 575–586.
Robelin, M. – Ann. Agron. 1967, 18, 579–599.
Saks, Y., Ilan, I. – Plant. Physiol. 1984, 74, 408–412.
Sandu, E. ş.a. – Analele ICCPT, vol. LXI, 1994, 199–208.
Sharp, R,E. ş.a. – Plant. Physiol. 1984, 75, 95–101.
Sinha, S.K., Cossins, E.A. – Can. J. Biochem. 1965, 43, 1531–1541.
Stanov, V. ş.a. – Mineral Nutrition of Plant. Sofia, 1979, 65–70.
Stoimenov, S. ş.a. – Mineral Nutrition of Plants. Sofia, 1979, vol. II, 98–103.
Suttle, J.C. – Plant. Physiol. 1991, 96, 875–880.
Szirtes, V. – Mineral Nutrition of Plants. Sofia, 1979, 241–251.
Ştefan,V. – Fitotehnie. UŞMV, Bucureşti, 1996.
Taneva, M. – Mineral Nutrition of Plants. Sofia, 1988, vol. V, 261–264.

BCU CLUJ LIBRARY

Tietz, A. ş.a. – Joint Meeting of the OECD. Ettlinger Castle, Germania, 1981.
Turner, N.C., Rawson, H.M. – Aust. J. Plant. Physiol. 1982, 8, 143–153.
Ţerbea M. ş.a. – Analele ICCPT, vol. LX, 1993, 227–235.
Ţerbea, M. – Analele ICCPT, vol. XLIX, 1982, 277–285.
Ţerbea, M., Vrânceanu A.V. – Helia, 1988, 11, 29–33.
Vrânceanu, V.A. – Floarea-soarelui. Bucureşti, 1974.
Watson, B.T., Wardlaw, I.F. – Aust. J. Plant. Physiol. 1981, 8, 143–153.
Zanoschi, V., Toma, C. – Morfologia şi anatomia plantelor cultivate. Bucureşti, 1985.
Zimmerman, D.C., Fick, G.N. – J. Amer. Chem. Soc. 1973, 50, 273–275.
Younis, H.M. ş.a. – Biochem. Biophys. Acta. 1979, 548, 328–340.

*** Inf. Tech. CETIOM. Paris, 1983, 1–72

BCU IAŞI/CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

Capitolul 7
GLYCINE MAX (L.) *Merr.* (SOIA)

Importanţa deosebită a acestei specii constă în faptul că seminţele, prin conţinutul lor ridicat în lipide (16–20 %) şi protide (34–40 %), reprezintă o importantă materie primă pentru industria alimentară, iar şroturile au o valoare energetică ridicată, fiind utilizate în furajarea animalelor.

7.1. Fiziologia germinării seminţelor

Sămânţa de formă ovoidală, sferică sau elipsoidală are greutatea medie de 173 mg şi este acoperită de tegumentul seminal de culoare variată: brună, verde, neagră, gălbuie, albă sau pestriţă. Pe tegument, în afară de hilul alungit, eliptic, colorat în roz, cafeniu, negru, cenuşiu sau alb, se află micropilul prin care în timpul germinării are loc ieşirea rădăcinii embrionare.

Tegumentul este alcătuit din testa formată dintr-un strat palisadic şi unul mosor şi din tegmenul format din mai multe straturi de celule.

Cotiledoanele, cărnoase, galbene sau verzi, cuprind între ele mugurașul şi hipocotilul, rămânând în afara lor radicula cu vârful orientat spre micropil. Celulele alungit-poliedrice ale parenchimului cotiledonar conţin vezicule proteice, sferozomi şi amiloplaste cu granule de amidon poliedrice cu dimensiunile de 3–7 μm, izolate sau asociate câte 4–6. Celulele epidermice ale cotiledoanelor, deşi sunt mult mai mici şi cu cuticula groasă, au un conţinut bogat în proteine şi în lipide.

Longevitatea seminţelor de soia este de 13 ani (Bewley şi Black, 1982), dar prelungirea perioadei de păstrare a acestora este corelată cu diminuarea capacităţii de germinare. Producerea de energie biochimică în procesul de respiraţie scade pe măsura prelungirii perioadei de păstrare, aceasta fiind corelată cu pierderea vigorii şi

diminuarea cu 50 % a vitezei de germinare comparativ cu cea a plantelor provenite din seminţe cu vechimea de 1 an.

Germinarea seminţelor începe la temperatura de 6–7 °C, iar temperatura optimă variază între 20 şi 22 °C. Expunerea seminţelor la temperaturi coborâte în etapele timpurii ale procesului de germinare determină apariţia unor anomalii morfologice ale rădăcinii, iar creşterea este redusă (Highkin şi Lang, 1966). Aceste dereglări fiziologice la temperaturi coborâte (*chilling injury*) se datoresc modificărilor de fază ale lipidelor membranale (sol, gel), care au loc la temperaturi coborâte (Simon, 1979).

Seminţele de soia pretratate timp de 6 zile la 10 °C cu o soluţie de polietilenglicol având presiunea osmotică de –5 bari germinează mai repede şi rezistă la temperaturile coborâte (Satler şi Darby, 1976).

La temperaturi ridicate, seminţele de soia germinează şi răsar în mod necorespunzător, iar viabilitatea scade rapid. După Edge şi Burris (1970), scăderea viabilităţii nu este o consecinţă a epuizării substanţelor de rezervă, ci o consecinţă a deteriorării permeabilităţii membranelor plasmatice.

Umiditatea excesivă este nefavorabilă pentru germinarea seminţelor, deoarece determină asfixierea celulelor (Omure şi Howel,1960). Umiditatea prea scăzută determină reducerea procentului de seminţe germinate şi în cazuri extreme germinarea nu are loc.

Vertucci şi Leopold (1984) au constatat o creştere a conţinutului în apă a embrionului seminţelor de soia, pe măsura sporirii temperaturii şi a umidităţii relative a aerului. Apa din soluţia solului pătrunde în seminţe pe toată suprafaţa tegumentului, determinând imbibiţia coloizilor celulari şi creşterea masei seminţelor cu 55 % în 24 ore.

În condiţii de umiditate corespunzătoare a solului, seminţele aflate la adâncimea de 2,5–3,5 cm răsar după 4 zile, datorită creşterii hipocotilului, care împinge cotiledoanele la suprafaţa solului.

Permeabilitatea membranelor plasmatice, determinată indirect prin măsurarea concentraţiei ionilor difuzaţi din seminţe, în apa în care au fost imersate (*electrolyte leackage*), are valoarea maximă de 2 512 μS, în seminţele uscate. Aceasta scoate în evidenţă faptul că structura acestor membrane este deteriorată. După o zi de imbibiţie, valoarea permeabilităţii membranelor plasmatice scade de două ori, iar după 7 zile se stabilizează la o valoare de 5 ori mai mică faţă de cea determinată în seminţele uscate (Dobrescu, 1992). Această diminuare a valorii permeabilităţii membranelor plasmatice este corelată

cu refacerea structurii lor. Secor şi Schnader (1984) au constatat că imersia seminţelor de soia în apă conduce şi la eliminarea de aminoacizi, mai ales alanină, lizină, leucină şi glicină. Acest proces este stimulat de creşterea temperaturii, având Q_{10} între 10 şi 30 °C de 1,6.

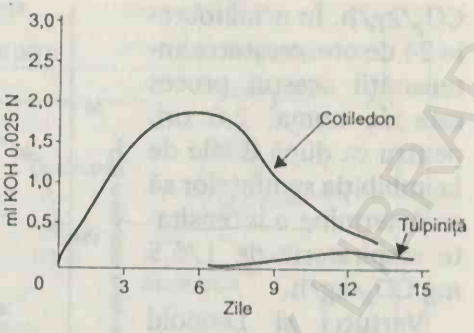

Fig. 7.1. Modificarea activităţii proteinazei din cotiledon şi tulpină în timpul germinării seminţelor de soia (Tazakawa şi Hirokawa, 1984)

Activitatea enzimatică din seminţele uscate este foarte redusă, dar prezentă. Determinările efectuate de Dobrescu (1992) au evidenţiat că activitatea catalazei a crescut de 24 ori în 8 zile de la imbibiţia seminţelor. Creşterea activităţii acestei enzime este mai mare în primele 3 zile.

Activitatea peroxidazelor a prezentat fluctuaţii în primele zile după imbibiţie, pentru ca începând cu ziua a 6-a să scadă în intensitate.

Activitatea polifenoloxidazei are valori mari în prima zi după imbibiţie, creşte în următoarele două zile, pentru ca apoi să scadă în intensitate.

Activitatea ascorbinoxidazei nu a fost pusă în evidenţă în prima zi de imbibiţie, prezintă un maximum după 3 zile şi scade lent până la dispariţia completă a activităţii, după 8 zile.

Tazakawa şi Hirokawa (1956) au constatat creşterea rapidă a activităţii proteinazei din cotiledoane şi creşterea mai lentă în cazul tulpiniţei (*Fig. 7.1.*). Activitatea acestei enzime este corelată cu biodegradarea proteinelor de rezervă din seminţe.

După 6 ore de la imbibiţia seminţelor de soia, Gidrol ş.a. (1994) au determinat în tulpiniţa embrionului un maximum al activităţii superoxiddismutazei, care catalizează biodegradarea peroxizilor. Anionii superoxid au fost descompuşi şi de zeatin ribozid.

Intensitatea proceselor de biodegradare a substanţelor de rezervă din seminţele de soia în curs de germinare este pusă în evidenţă de **intensitatea procesului de respiraţie.** Determinările efectuate de Dobrescu (1992) au evidenţiat că intensitatea procesului de respiraţie creşte de 56 ori după 24 ore de imbibiţie, ajungând la 27,7 mg

CO_2/kg/h. În următoarele 24 de ore, creşterea intensităţii acestui proces este de numai 2,6 ori, pentru ca după 8 zile de la imbibiţia seminţelor să se determine o intensitate respiratorie de 176,5 mg CO_2/kg/h.

Vertucci şi Leopold (1984) au constatat că sporirea peste 24 % a conţinutului în apă al seminţelor determină creşterea dramatică a intensităţii procesului de respiraţie (*Fig. 7.2.*).

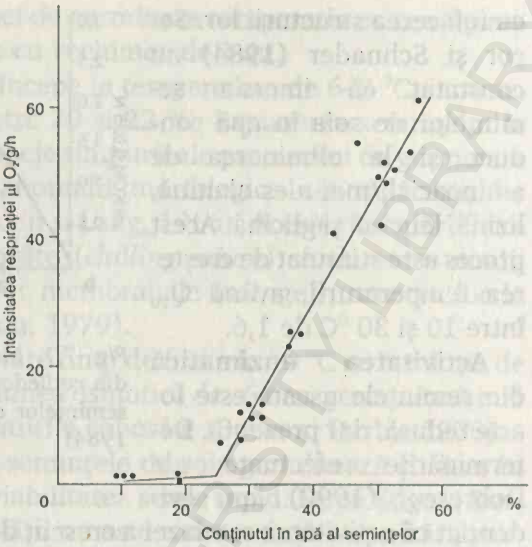

Fig. 7.2. Intensitatea procesului de respiraţie a seminţelor de soia cu diferite umidităţi (Vertucci şi Leopold, 1984)

Yentur şi Leopold (1976) au identificat prezenţa ciclului respirator cianidin intensiv în seminţele de soia în curs de germinare. În acest proces, transportul electronilor de la ubichinonă nu se mai face prin intermediul citocromilor, ci printr-o flavoproteină terminală, care îi cedează direct oxigenului pe care îl activează şi care cu protonii formează apa de respiraţie. În consecinţă nu mai are loc transportul protonilor prin membrană, nu se mai generează diferenţă de concentraţie a protonilor care determină transportul lor prin complexul ATP-sintetază şi ca urmare nu se mai sintetizează ATP.

În timpul germinării seminţelor de soia are loc **biodegradarea substanţelor de rezervă**, care sunt reprezentate în principal din proteine şi lipide. Produşii intermediari rezultaţi sunt folosiţi pentru biosinteza substanţelor implicate în creşterea embrionului şi pentru producerea în mitocondrii de energie biochimică, care se acumulează în moleculele de ATP.

Substanţele proteice sunt reprezentate în principal de globuline: vicilină şi legumină (glicinină). Aceste substanţe sunt acumulate în vezicule care se găsesc în celulele cotiledoanelor. Veziculele au diametrul de 1–20 µm şi sunt învelite de o membrană simplă. Nagasawa

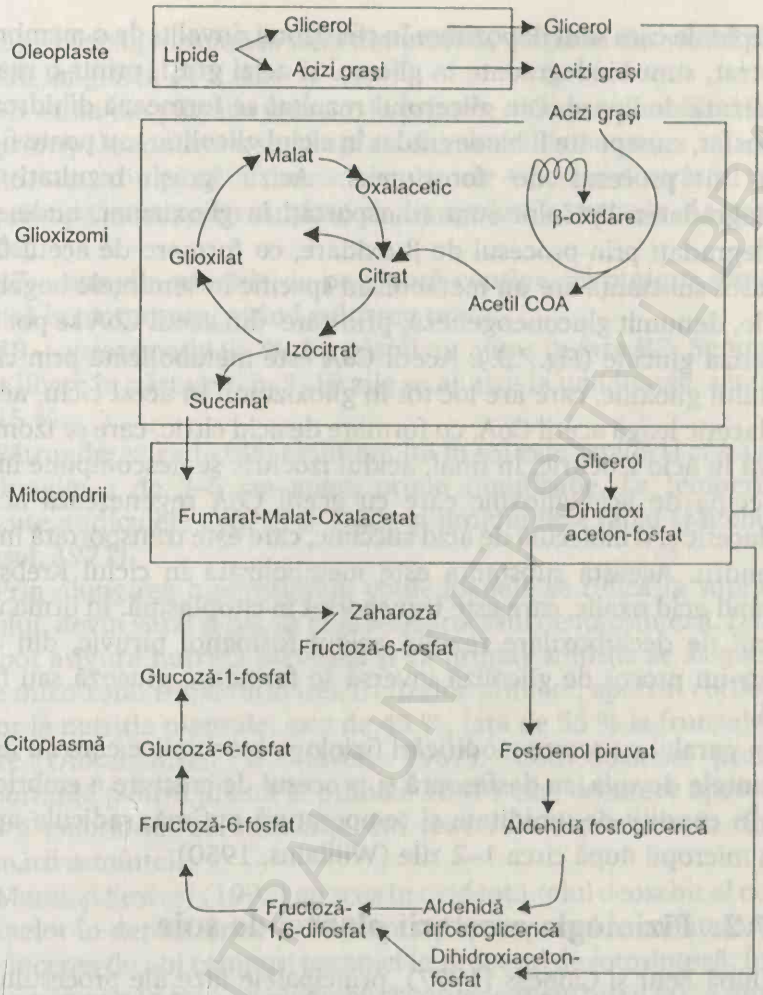

Fig. 7.3. Procesul de gluconeogeneză

ş.a. (1991) au identificat în aceste vezicule prezenţa saponinelor, al căror conţinut tinde să scadă, pe parcursul procesului de germinare.

Biodegradarea substanţelor proteice este catalizată de enzima proteinază, a cărei activitate realizează un maximum după 5 zile de la imbibiţia seminţelor (Tazakawa şi Hirokawa, 1956). Mobilizarea rezervelor proteice din cotiledoane începe din partea abaxală şi din jurul fasciculelor vasculare. Acest proces include formarea aminoacizilor, dezaminarea acestora şi utilizarea cetoacizilor rezultaţi, în noi sinteze, sau pentru producerea de energie în procesul de respiraţie.

Lipidele care sunt depozitate în sferozomi, înveliţi de o membrană unistrat, sunt biodegradate la glicerol şi acizi graşi, printr-o reacţie catalizată de lipaze. Din glicerolul rezultat se formează dihidroacetonfosfat, care poate fi biodegradat în ciclul glicolitic sau poate fi utilizat în procesul de fotosinteză. Acizii graşi rezultaţi din biodegradarea lipidelor sunt transportaţi în glioxizomi, unde sunt biodegradaţi prin procesul de β-oxidare, cu formare de acetil CoA. Această substanţă are un metabolism specific în seminţele bogate în lipide, denumit gluconeogeneză, prin care din acetil CoA se pot biosintetiza glucide (*Fig.7.3.*). Acetil CoA este metabolizată prin ciclul acidului glioxilic, care are loc tot în glioxizomi. În acest ciclu, acidul oxalacetic leagă acetil CoA, cu formare de acid citric, care se izomerizează în acid izocitric. În final, acidul izocitric se descompune într-o moleculă de acid glioxilic care cu acetil CoA regenerează acidul oxalacetic şi o moleculă de acid succinic, care este transportată în mitocondrii. Această substanţă este metabolizată în ciclul Krebs rezultând acid oxalic, care este transportat în citoplasmă. În urma unei reacţii de decarboxilare rezultă acidul fosfoenol piruvic, din care printr-un proces de glicoliză inversă se formează glucoză sau fructoză.

În paralel cu aceste modificări fiziologo-biochimice care au loc în seminţele de soia, se desfăşoară şi procesul de creştere a embrionului. În condiţii de umiditate şi temperatură optimă, radicula apare prin micropil după circa 1–2 zile (Williams, 1950).

7.2. Fiziologia creşterii plantei de soia

După Fehr şi Cainess (1977), principalele faze ale procesului de creştere şi dezvoltare la plantele de soia sunt următoarele:

VE – apariţia cotiledoanelor la suprafaţa solului;

VC – apariţia primei frunze unifoliate între cotiledoane;

V1 – derularea completă a frunzelor unifoliate;

V2 – formarea primei frunze trifoliate;

V3 – formarea frunzei a 2-a trifoliate;

R1 – se deschide prima floare de pe tulpina principală;

R2 – se deschide o floare la unul din cele două noduri din vârful tulpinii principale;

R3 – formarea unei păstăi de 5 mm lungime, la unul din primele 4 noduri din vârful tulpinii;

R4 – păstaia formată la unul din primele 4 noduri din vârful tulpinii are lungimea de 2 cm;

R5 – una din păstăile formate la primele 4 noduri din vârful tulpinii principale conţine o sămânţă cu diametrul de 3 mm;

R6 – una din păstăile formate la primele 4 noduri din vârful tulpinii principale conţine o sămânţă cu dimensiunile normale, de culoare verde;

R7 – una din păstăile de pe plantă conţine cel puţin o sămânţă ajunsă la maturitate, având culoarea maro;

R8 – aproximativ 95 % din păstăi au ajuns în faza R7. Seminţele sunt libere în păstaie şi în 5–10 zile se ajunge la umiditatea seminţei de 15 %.

Pătrunderea **radiculei** embrionului în sol este rapidă şi când atinge lungimea de 3–5 cm apare prima ramificaţie. La temperaturi scăzute, radiculele apar în 3–7 zile şi proliferează rapid (Mitchell şi Russel, 1971).

Prin alungirea hipocotilului, cotiledoanele se ridică la suprafaţa solului, devin verzi şi pot să realizeze procesul de fotosinteză. Dar ele nu pot asigura nutriţia plantulei şi ca urmare nutriţia se asigură pe cale mixotrofă. După formarea frunzelor primare, aportul cotiledoanelor la nutriţia plantulei este de 45 %, faţă de 55 % la frunzele primare (Abrahamsen şi Mayer, 1967). Cotiledoanele prezintă importanţă pentru plantă în primele 10–14 zile, deoarece aprovizionează embrionul cu substanţe din rezervele depozitate în timpul formării seminţei.

Marek şi Sewart (1992) au scos în evidenţă rolul deosebit al cotiledoanelor în depozitarea, mobilizarea şi transportul asimilatelor şi în producerea de noi compuşi organici în procesul de fotosinteză. Înainte de a ajunge în faza de senescenţă cotiledoanele pierd 90 % din acizii nucleici şi 80 % din proteine (Krul, 1974).

Sistemul radicular al plantelor de soia este bine dezvoltat, cu numeroase ramificaţii fine ale rădăcinilor plagiotrofe. Rădăcinile pot pătrunde în solurile umede până la adâncimea de 180 cm (Maertens, 1986), iar în solul argilos numărul rădăcinilor este mai mare comparativ cu solul lutos şi sunt mai frecvente în stratul de la suprafaţa solului.

Mitchell şi Russell (1971) au constatat că radicelele apar după 3–7 zile de la germinare. După 30 de zile rădăcina principală ajunge la 40–60 cm, iar cele laterale cresc orizontal până la o distanţă de 20–25 cm. După 60 de zile, creşterea rădăcinilor în sens orizontal încetează

şi se curbează în jos, probabil, datorită antagonismului cu rădăcinile plantelor din rândurile învecinate (Raper şi Barber, 1970).

Perioada cuprinsă între 60 şi 80 de zile de la semănat se caracterizează prin proliferarea marcantă a rădăcinilor pe adâncimea până la 25–60 cm. În perioada ce urmează până la 110 zile, creşterea rădăcinilor continuă până la adâncimea de 120–180 cm (Mitchell şi Russell, 1971).

Temperatura optimă a solului pentru creşterea rădăcinilor este cuprinsă între 22 şi 27 °C (Earley ş.a., 1945). În aceste limite creşterea rădăcinilor este direct proporţională cu temperatura şi este invers proporţională cu densitatea solului (Davies şi Runge, 1969).

Markhart (1984) a constatat că tratarea rădăcinilor de soia cu acid abscisic ameliorează efectul temperaturilor coborâte. Rădăcinile tratate cu acid abscisic şi expuse la temperatura de 10 °C, iar partea epigee la 25 °C, au un potenţial hidric foliar ridicat şi o rezistenţă stomatică mică.

Rădăcinile de soia formează **bacteriorize**, structuri specifice plantelor leguminoase, care reprezintă simbioze cu bacteriile fixatoare de azot: *Bradyrhizobium japonicum*.

Simbiozele constau în realizarea unor relaţii de schimb reciproc de substanţe între cei doi participanţi, care conduc la îmbunătăţirea reciprocă a nutriţiei. În cazul bacteriorizelor de la plantele de soia celulele plantei-gazdă pot sintetiza rizobitoxină care conţine un aminoacid bazic (Ovens ş.a., 1972). Genotipurile de soia pot fi tolerante sau netolerante la această substanţă, în funcţie de capacitatea lor de detoxifiere. Xiong şi Fuhrmann (1996) menţionează că soiurile de soia au rezistenţă diferită la această substanţă, în funcţie de cantitatea de rizobitoxină produsă, de exportul acesteia din rădăcină şi de gradul de detoxifiere pe parcursul transportului spre tulpină. Rizobitoxina determină cloroza frunzelor la soiurile sensibile.

Simbioza prezintă o mare specificitate, recunoaşterea dintre bacterii şi rădăcinile plantelor de soia se realizează pe cale chimică, datorită prezenţei lectinei în pereţii celulelor rădăcinii şi a unor poliglucide în pereţii celulelor bacteriilor (Halverson şi Stacey, 1984). Lectinele sintetizate în celulele rădăcinii sunt secretate pe suprafaţa celulelor rizodermice.

Infecţia are loc în zona perişorilor absorbanţi tineri. Bacteriile sunt atrase chimiotactic spre rădăcini, unde substanţele flavonoide, sintetizate de celulele rădăcinii (genisteină, daidzeină etc.), determină expresia genelor "nod" din bacterii, care codifică în faza iniţială a

nodulării enzimele implicate în biosinteza lipochitooligoglucidelor, cunoscute ca "factor nod". Aceste substanţe, în concentraţie de 10–12 mol (Leruge ş.a., 1990), determină curbarea perilor absorbanţi şi expresia genelor ENOD din celulele rizodermei.

După ce s-a realizat recunoaşterea dintre bacterii şi rădăcinile plantei, bacteriile se fixează pe suprafaţa acestora cu ajutorul unei proteine (ricadesin), cu greutatea moleculară de 14 kDa.

Formarea bacteriorizelor are loc în modul următor:

Perişorii absorbanţi se curbează deasupra bacteriilor fixate pe rizodermă. În continuare bacteriile secretă pectinaze, hemicelulază şi celulază, care biodegradează pereţii celulelor rizodermice. Bacteriile ajunse la nivelul plasmalemei sunt înglobate printr-un proces de endopinocitoză, după care sunt înconjurate de o substanţă biosintetizată de reticulul endoplasmatic şi complexul Golgi, rezultând filamentul de infecţie. Acest filament străbate celulele corticale externe, eliberează bacteriile în citoplasma celulelor unde sunt înconjurate de o membrană peribacterială ce derivă din membranele plasmatice ale celulei-gazdă (Puppo ş.a., 1991), rezultând bacterioizi ce conţin de la 2 până la 20 de bacterii înconjurate de un lichid care conţine câteva noduline.

Fortin (1987) subliniază faptul că membrana peribacterială diferă de membranele plasmatice prin conţinutul lor în fosfolipide şi proteine specifice (noduline), aceasta fiind o consecinţă la adaptarea la noi funcţii (Verma, 1992). Membrana peribacterială are rol în transportul amoniului şi al hemului din bacterioid în citoplasma celulei-gazdă şi în transportul cetoacizilor din citoplasmă în bacterioizi, unde sunt utilizaţi în procesul de aminare. Acizii organici sunt transportaţi prin membrana peribacteriană de către proteina nodulin-26 (Quionoga ş.a., 1991), dar modul de transport al amoniului şi al hemului nu este încă clarificat. Weaver ş.a. (1994) consideră că nodulina 26 formează un canal pentru cationi care are selectivitate pentru anioni.

Pe parcursul procesului de nodulare a fost observată expresia a mai mult de 20 de gene ale nodulării. După 7 zile de la inocularea cu *Bradirhyzobium japonicum*, are loc expresia genelor nodulării N75, N75′ şi N38. După 10 zile se observă expresia altor 5 gene ale nodulării şi o parte a genelor care codifică proteina din leghemoglobină (N24 şi N24′), iar după 13 zile a fost identificată activitatea nitrogenazei (Kouchi ş.a., 1990).

Concomitent cu formarea bacterioizilor are loc reactivarea activităţii mitotice din celulele corticale de către factorul "nod" şi forma-

rea nodozităţii (Relic, 1993). Bona (1995) presupune că factorul nod interacţionează cu un receptor din rizodermă şi generează un mesager secundar, care difuzează prin ţesuturile interne, unde modifică balanţa auxine/citochinine, ceea ce conduce la activarea procesului de diviziune a celulelor corticale. Feodorova ş.a. (1992) au constatat că rădăcinile plantelor de soia cu nodozităţi au un conţinut mai ridicat de auxină comparativ cu plantele fără nodozităţi. Conţinutul în acid abscisic este scăzut, dar creşte în timpul îmbătrânirii nodozităţilor.

Genele nif din bacterii codifică enzimele necesare pentru biosinteza nitrogenazei, enzima ce catalizează fixarea azotului molecular. Această enzimă este alcătuită din două proteine, una cu molibden şi fier şi alta cu fier (Lauchli şi Bieleski, 1983), care este sensibilă la prezenţa oxigenului ce denaturează ireversibil cofactorul Mo–Fe (Shaw şi Brill, 1977). Aceasta a condus la realizarea unui mecanism de menţinere a concentraţiei de oxigen în limite reduse. Parenchimul care înconjoară nodozitatea are spaţii intercelulare cu dimensiuni foarte mici, ce constituie o barieră fizică (Witty ş.a., 1986). Denison (1992) susţine că transportul oxigenului spre bacterioizi este inhibat din cauza astupării spaţiilor intercelulare din ţesutul cortical, cu soluţii apoase. În acelaşi timp leghemoglobina are rolul unei substanţe-tampon, care absoarbe şi cedează oxigenul, menţinându-l la o concentraţie relativ scăzută, care variază între 3 şi 30 mmol (Witty ş.a., 1987).

Ragland şi Theil (1993) au constatat că nodozităţile conţin ARNm care codifică feritina, precum şi ARNm care codifică proteinele din nitrogenază şi leghemoglobină. Feritina se acumulează la începutul nodulării şi apoi scade cantitativ, pe măsura acumulării nitrogenazei şi a leghemoglobinei. Se presupune că există o corelaţie între fierul existent în aceste substanţe.

Cercetările efectuate cu soiul *White Eye* (nodulat), care a fost cultivat în prezenţa oxigenului în concentraţie de 1,0 , 2,5 , 5,0, 10, 20, 40, 60 şi 80 % , au evidenţiat că fixarea azotului molecular are un nivel de maximă activitate la concentraţii de oxigen cuprinse între 2,5 şi 40 %. La concentraţii sub 10 % oxigen, scade masa nodozităţilor, dar creşte activitatea nitrogenazei.

În celulele infectate se biosintetizează leghemoglobina, care reprezintă până la 30 % din proteinele solubile din celulele infectate. Această substanţă este rezultatul simbiozei dintre bacterii şi celulele-

gazdă; proteina este codificată de 4 gene din celulele plantei-gazdă, iar hemul este biosintetizat de bacterie (Nadler şi Avissar, 1977).

Nodozităţile conţin circa 80 % celule infectate şi 20 % celule neinfectate, legătura dintre ele făcându-se prin plasmodesme, iar fiecare celulă infectată conţine circa 20 000 bacterioizi.

Reacţia de fixare a azotului molecular se realizează cu consum mare de energie biochimică, în prezenţa enzimei nitrogenază. Pentru fiecare mol de azot fixat se consumă 14 moli de ATP şi 8 moli de $NADPH+H^+$, conform reacţiei:

$N_2 + 8\ NADPH+H^+ + 8\ e^- + 16\ ATP \rightarrow$ nitrogenază $\rightarrow 2\ NH_3 + 2\ H^+ + 8\ NADPH + 16\ ATP$.

Amoniul rezultat din acest proces este transportat din bacterioizi în citoplasma celulelor-gazdă, unde este fixat de acidul glutamic în prezenţa glutamat sintazei (Day şi Copeland, 1991). Rezultă glutamatul care reprezintă forma de transport a azotului în leguminoasele originare din zonele temperate şi din care se pot sintetiza ureidele şi acidul alantoic, care reprezintă forma de transport a azotului în cazul leguminoaselor originale din zonele calde. Biosinteza acidului alantoic este un proces relativ complex. În prima etapă, în plastide, are loc transformarea glutaminei în xantine. Aceste substanţe formează în citoplasma celulelor infectate acidul uric, care este decarboxilat şi dehidrogenat în peroxizomi, rezultând ureide. Acestea pot fi transformate în acid alantoic, în reticulul endoplasmatic din celulele neinfectate (Robertson ş.a., 1975). Proporţia de ureide, respectiv de alantoină şi acid alantoic, din seva brută creşte pe măsura fixării azotului molecular. După 9 săptămâni de la formarea bacteriorizelor ureidele reprezintă 9,0–69,2 % din totalul azotului din seva brută (McNeil, 1984).

Ohyama şi Kumazawa (1979) au constatat că o parte din amoniul format în bacterioid este oxidat la nitraţi cu ajutorul oxigenului transportat de leghemoglobină. Nitraţii sunt reduşi în prezenţa nitratreductazei la nitriţi, iar nitritreductaza catalizează reducerea nitriţilor la azot amoniacal, electronii şi energia necesară acestui proces fiind furnizate de ciclul Krebs. Azotul provenit din nitraţi este transportat ca atare sau ca alantoină.

Heytler şi Hardy (1984) au calculat că în procesul de fixare simbiotică a azotului se consumă 3,8 g C/N_2. Rainbird ş.a. (1984) menţionează că nitrogenaza consumă pentru fixarea azotului molecular aproximativ 52 % din energia provenită din procesul de respi-

raţie, iar pentru menţinerea activităţii nodozităţilor se consumă 22 % din această energie.

Fixarea azotului molecular consumă, după Pate ş.a. (1981), 60–80 % din ATP-ul din rădăcină, asimilarea azotului şi transportul consumă 20 % din ATP, în timp ce creşterea consumă puţină energie comparativ cu celelalte procese.

Creşterea nodozităţilor durează aproximativ 17–28 zile (Halverson şi Stacey, 1984), iar numărul acestora de pe rădăcinile unei plante de soia poate ajunge până la 92, fiind cu atât mai mare, cu cât concentraţia solului în azot este mai mică (Bîlteanu şi Bîrnaure, 1989).

Cho şi Hasper (1991) au constatat că mutanţii hipernodulaţi de soia au în rădăcini o concentraţie mai mare de flavonoizi: dazeină, genisteină şi cumasterol.

Formarea nodozităţilor este influenţată de următorii factori:

Lumina stimulează sinteza unor substanţe care inhibă infecţia, dar stimulează creşterea nodozităţilor. Expunerea la lumină a cotiledoanelor şi a hipocotilului, înainte de inoculare, reduce numărul centrelor de infecţie şi deci numărul de nodozităţi formate (Malik ş.a., 1984). Activitatea nitrogenazei este inhibată în proporţie de 50 % în condiţiile expunerii plantelor timp de o zi la întuneric, condiţii în care ATP-ul descreşte cu 70 % şi zaharoza cu 60 % (Ching ş.a., 1975).

Conţinutul ridicat de nitraţi din sol reduce procesul de nodulare. După Cho şi Harper (1991), reglarea primară a nodulării este realizată de planta-gazdă prin flavonele şi izoflavonele produse de rădăcină, care stimulează nodularea. Nitraţii determină diminuarea marcantă a concentraţiei izoflavonoizilor şi prin aceasta reduc nodularea. În acelaşi timp, cantităţile mici de azot stimulează creşterea nodozităţilor (Streeter, 1988).

Salinitatea solului crescută până la 79,9 mmol NaCl a determinat reducerea numărului de nodozităţi cu 90 %, ceea ce a determinat scăderea de 2,98 ori a concentraţiei azotului din tulpină (Singleton şi Bohlool, 1984).

Erbicidele au întârziat formarea nodozităţilor la plantele de soia cultivate în sere, dar acest lucru nu s-a manifestat în câmp, iar producţia de sămânţă nu a fost afectată (Hust şi Struckmeyer, 1971).

Carenţa de fosfor (0,05 mmol P) determină după 16 zile scăderea activităţii nitrogenazei cu 28 %, iar a ATP-azei cu 70–75 %. Carenţa în fosfor afectează fosforilările oxidative din celulele nodozităţii, mai mult ca ale bacterioidului şi scade activitatea nitrogenazei, prin inhi-

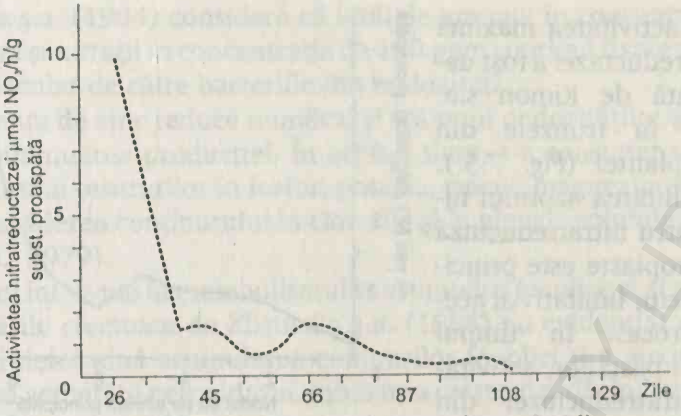

Fig. 7.4. Dinamica activităţii nitratreductazei (Boumols ş.a., 1986)

barea unor reacţii dependente de energia din celulele nodozităţii (Sa şi Israel, 1991). În acelaşi timp, carenţa de fosfor (0,05 mmol P) determină acumularea ureidelor din nodozităţi şi scăderea concentraţiei acestora din seva brută, ceea ce dovedeşte că este afectat transportul acestei substanţe (Sa şi Israel, 1995).

Culturile de soia semănate vara sunt expuse stresului hidric încă din perioada de nodulare, ceea ce determină scăderea masei de nodozităţi cu 38–69 %. Adâncimea de semănat nu a avut o influenţă directă asupra masei de nodozităţi, dar tasarea solului a stimulat formarea acestora (Hălmăjan, 1996).

Estimarea cantitativă a azotului fixat de către bacteriile simbionte se face prin compararea soiurilor nodulate cu cele nenodulate. Weber (1966) a constatat că se pot fixa pe cale simbiotică circa 160 kg azot/ha. Boumols ş.a. (1986) consideră că încă nu se poate aprecia cu precizie ponderea nutriţiei cu azot provenit pe cale simbiotică şi cu azot absorbit pe cale radiculară. Cercetările efectuate în condiţii controlate de seră au dovedit că există diferenţe şi între suşele de *Brazirhizobium japonicum*, în ceea ce priveşte eficacitatea fixării azotului (Weber ş.a., 1966). Dobereiner ş.a. (1970) au descris 3 suşe de *Brazirhizobium* cu o rată mare de fixare a azotului pe unitatea de masă a nodozităţilor.

Prabakaran şi Sivasubramanian (1991) au obţinut sporuri de producţie prin tratarea seminţelor cu bacterii, înainte de semănat.

În primele faze de vegetaţie predomină nutriţia minerală, fapt pus în evidenţă de activitatea intensă a nitratreductazei (*Fig.7.4.*). Asimilarea azotului mineral are loc în principal în frunze (Gojon ş.a.,

1991), activitatea maximă a nitratreductazei a fost determinată de Kimon ş.a. (1993) în frunzele din vârful plantei (*Fig. 7.5.*). Accesibilitatea azotului nitric pentru nitratreductază din cloroplaste este principalul factor limitativ al acestui proces. În timpul formării păstăilor, activitatea nitratreductazei din rădăcini reprezintă 25 % din activitatea totală din plante. La întuneric, nitraţii au fost reţinuţi în rădăcină şi din această cauză reducerea azotului nitric este mai intensă în rădăcini faţă de frunze (Rufty ş.a., 1984).

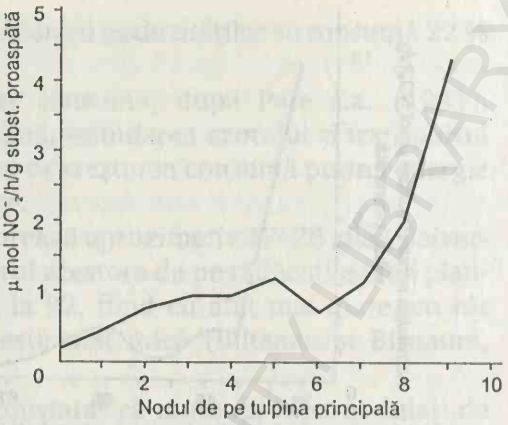

Fig. 7.5. Variaţia activităţii nitratreductazei la diferite etaje foliare (Kimon ş.a., 1992)

Lipsa azotului mineral pentru o scurtă perioadă inhibă acumularea azotului şi fosforului în organele plantelor de soia şi reduce ritmul de acumulare a substanţei uscate (Pavlova, 1984).

Bond (1936), analizând dinamica fixării azotului molecular în nodozităţi, a constatat că cea mai mare cantitate este reţinută după înflorit. Nelson ş.a. (1984) au constatat că fixarea azotului molecular creşte exponenţial de la faza R2 (deschiderea unei flori la unul din cele două noduri din vârful tulpinii principale) la faza R5 (începutul formării seminţelor), iar după 30 de zile de la această fază fixarea azotului molecular descreşte. Din acest moment predomină utilizarea azotului provenit din translocări.

Soiurile de soia prezintă diferenţe în ceea ce priveşte utilizarea azotului nitric şi molecular. Boumoils ş.a. (1986) au constatat că soiurile de soia nodulate au activitatea nitratreductazei mai redusă comparativ cu cele nodulate.

Fertilizarea cu azot reduce fixarea azotului molecular şi activitatea nitrogenazei. Nitraţii în concentraţie de 7 mmol, adăugaţi soluţiei nutritive în care s-au cultivat plante de soia nodulate, au diminuat cu 50 % fixarea azotului molecular în nodozităţi, comparativ cu plantele cultivate în soluţii fără nitraţi. Yamamoto ş.a. (1984) au constatat că nitriţii rezultaţi din reducerea nitraţilor se pot combina cu leghemoglobina, ceea ce diminuează ritmul de fixare a azotului molecular.

Hera ş.a. (1984) consideră că ionii de amoniu în concentraţie de 100 ppm şi nitraţii în concentraţie de 150 ppm suprimă fixarea azotului molecular de către bacteriile din nodozităţi.

Carenţa de zinc reduce numărul şi volumul nodozităţilor şi determină diminuarea producţiei. În acelaşi timp, s-a constatat sporirea conţinutului ţesuturilor în fosfor, potasiu, calciu, magneziu, mangan şi fier, scăderea conţinutului în clorofilă şi în glucide solubile (Stoyanov ş.a., 1979).

Borul intervine în metabolismul substanţelor fenolice şi al auxinei. Cercetările efectuate de Klisurska ş.a. (1984) au evidenţiat că lipsa borului determină acumularea compuşilor fenolici şi a auxinei, stimularea activităţii peroxidazei, inhibarea creşterii rădăcinilor şi lignificarea lor mai rapidă.

Tyankova şi Ivanov (1979) au constatat că sulful stimulează formarea unui mare număr de nodozităţi şi fertilizarea cu doze adecvate de azot şi sulf poate determina sporirea producţiei şi îmbunătăţi calitatea acesteia.

Factorii de mediu ca temperatura (Jones şi Tisclale, 1921; Maeda, 1960), concentraţia oxigenului (Bond, 1950), densitatea fluxului de lumină (Sampaso şi Dobereiner, 1968) şi lungimea zilei (Sironval, 1958) influenţează fixarea azotului molecular în nodozităţi.

Temperatura scăzută întârzie procesul de infecţie a rădăcinilor, iniţierea şi creşterea nodozităţilor, precum şi fixarea azotului. Temperatura optimă pentru activitatea simbiozei este cuprinsă între 24 şi 30 °C.

Lumina are un efect indirect asupra fixării simbiotice a azotului. Prin acţiunea pe care o are asupra procesului de fotosinteză, lumina contribuie la aprovizionarea bacteriorizelor cu glucidele necesare pentru funcţionarea acestora.

Stresul hidric are efect deosebit de important asupra nodozităţilor (Sprent, 1972). Uşoara deshidratare a celulelor din nodozităţi determină reducerea activităţii nitrogenazei şi a procesului de respiraţie. Din aceste considerente, Weber (1966) apreciază că în condiţii de câmp, fixarea azotului molecular de către bacteriile simbionte este mult redusă în sezonul secetos. În aceste condiţii creşte şi rezistenţa ţesuturilor la transportul apei şi al substanţelor minerale (Safir ş.a., 1972). Sall şi Sinclair (1991) au constatat că efectul stresului hidric variază în funcţie de soi, soiurile sensibile acumulând o cantitate mai mică de azot, comparativ cu cele rezistente. Serraj şi Sinclair (1996) au constatat că în cazul soiurilor rezistente la stresul hidric, aşa cum

este soiul *Jackson*, fixarea azotului în nodozităţi nu este afectată de stresul hidric.

Bouniols ş.a.(1985) au precizat că în condiţiile unui deficit hidric slab se fixează pe cale simbiotică 224 kg N/ha, în condiţiile unui deficit hidric moderat cantitatea de azot molecular fixat scade la 86 kg/ha, iar în condiţiile unui deficit hidric puternic scade la 14 kg/ha. Excesul de apă din sol are un efect inhibitor asupra activităţii bacteriorizelor, deoarece reduce aprovizionarea cu azot a acestora. Sprent (1971) a constatat că nodozităţile pot suporta excesul de apă timp de câteva zile.

Rădăcinile plantelor de soia pot forma şi **micorize** cu ciuperci din genurile *Glomus, Gigaspora, Acaulospora* şi *Scutellospora*. Acestea pot reduce stresul cauzat de nutriţia minerală deficitară, de secetă sau de alţi factori. Colonizarea rădăcinilor cu micorize este mai mare în straturile de sol de la suprafaţă. Astfel, rădăcinile sunt colonizate în proporţie de 93 % la adâncimea de 15 cm şi în proporţie de 15 % la 120 cm.

Tulpina plantelor de soia este erectă, are înălţimea de 75–125 cm, 14–25 noduri şi ramificaţii laterale.

Nodul cel mai de jos susţine cotiledoanele, iar primele frunze simple (protofilele) se dispun opus la nodul al doilea. La celelalte noduri se găsesc frunze alterne, trifoliate, cu peţiolul lung. Toate nodurile posedă capacitatea de a forma ramificaţii şi flori, cu excepţia nodului cotiledonal şi a celui pe care se formează protofilele.

Frunzele cotiledonale şi protofilele cad, iar în condiţii de densitate mare de cultură pot cădea până la jumătate din frunzele trifoliate, în intervalul de la formarea lor şi până la mijlocul fazei de umplere a seminţelor.

În funcţie de creşterea tulpinii se pot deosebi trei tipuri de habitusuri: definit, indefinit şi semidefinit (Hartung ş.a., 1981).

Caracteristicile acestor tipuri sunt: pentru cele indefinite, perioada de creştere este îndelungată, până aproape de maturitate, tulpinile sunt înalte, cu numeroase noduri, mai productive spre baza plantei.

Tipurile definite prezintă o intensificare a creşterii cu câteva zile înainte de înflorit, dar tulpinile sunt scurte şi cu puţine noduri.

Tipurile semidefinite au un comportament intermediar, fiind caracterizate printr-o talie mijlocie, cu ponderea păstăilor în partea terminală. Aceste tipuri sunt mai puţin frecvente.

Rata apariţiei frunzelor, ramurilor, înălţimea plantelor şi lungimea perioadei de vegetaţie sunt influenţate de temperatură, iar fotoperioada afectează înălţimea şi numărul nodurilor formate, ambii indicatori crescând cu durata zilei (Johnson ş.a., 1966).

Frunzele reprezintă 26,5–30,0 % din masa totală a părţii aeriene (Enciu, 1974). La primul nod al tulpinii sunt ataşate frunzele cotiledonale, la al doilea frunzele simple, opuse şi doar la al treilea nod se formează frunzele trifoliate. Mezofilul paravenal al frunzelor are, după Klauer ş.a. (1991), rol în transportul fotosintetizatelor şi al compuşilor cu azot spre vasele liberiene şi rol de sinteză şi depozitare a asimilatelor depozitate temporar.

Foliolele, cât şi peţiolii, tulpinile şi păstăile sunt acoperite de o pubescenţă a cărei culoare este sub controlul locusului T (Cober ş.a., 1997), iar densitatea sub controlul allelelor Pd1 pentru densitatea mare şi pd1 pentru densitatea normală (Bernard şi Singh, 1969).

Plastrocronul, adică durata dintre formarea a două primordii foliare, rămâne constant pe parcursul perioadei de vegetaţie (Buis şi Barthou, 1981).

Frunzele trifoliate au un ritm rapid de creştere, până la sfârşitul perioadei de înflorire, când realizează suprafaţa maximă.

Indicele suprafeţei foliare (LAI) variază la 30 de zile de la răsărit între 1 şi 2, după care descreşte progresiv, pentru ca după 70 de zile de la răsărit să varieze între 4 şi 6 (Carpenter şi Board, 1997). Indicele suprafeţei foliare este mai mare la plantele semănate în rânduri dese, comparativ cu cele semănate în rânduri rare (Buttery, 1963). Acest indice este corelat cu radiaţiile luminoase interceptate şi totodată cu rata de creştere a producţiei (Stibles şi Weber, 1966).

Suprafaţa de asimilaţie a plantelor de soia variază între 30 000 şi 40 000 m^2/ha (Bîlteanu şi Bîrnaure, 1989).

Densitatea stomatelor pe mm^2 suprafaţă foliară adaxială şi abaxială este de 62, respectiv 157 la frunza bazală, 147, respectiv 223 la cea mijlocie şi 88, respectiv 185 la frunza din vârful plantei (Lugg şi Sinclair, 1979). Rezultă deci că numărul de stomate creşte de la frunzele bazale spre cele mijlocii şi apoi scade la frunzele din zona apicală a plantei.

Conductibilitatea stomatelor variază între 3,5 şi 8,1 mm/S (Woodvard şi Rawson, 1976).

Conţinutul în clorofilă totală a frunzelor de soia variază între 43 şi 143 mg/100 g ţesut foliar proaspăt (Dobrescu, 1993). Valoarea maximă a conţinutului în clorofilă s-a determinat la sfârşitul lunii iu-

lie, după ce frunzele îşi încetează creşterea, iar valoarea minimă s-a constatat în frunzele senescente.

Conţinutul în clorofilă a frunzelor a 3-a şi a 8-a de la baza plantei variază, după Abrahamsen şi Mayer (1967), între 0,08 şi 0,56 g/m^2.

Intensitatea **procesului de transpiraţie** variază în funcţie de soi, faza de vegetaţie şi de condiţiile mediului ambiant.

După Dobrescu (1993), valoarea medie anuală a intensităţii procesului de transpiraţie este de 105 mg H_2O/dm^2/h. Valoarea maximă a intensităţii acestui proces a fost determinată în luna iunie, după care s-a constatat diminuarea treptată, pentru ca în faza de senescenţă să fie de 4 ori mai mică comparativ cu valoarea maximă.

Frunzele ale căror foliole sunt dispuse aproape de poziţia verticală au temperatura mai coborâtă şi o intensitate a procesului de transpiraţie mai redusă comparativ cu frunzele cu poziţia orizontală.

Datorită rezistenţei ţesuturilor la transportul apei spre frunze şi a intensităţii mari a procesului de transpiraţie, frunzele plantelor de soia pot prezenta uşoare simptome de deshidratare (ofilire).

Procesul de fotosinteză a plantelor de soia este de tipul C_3. Intensitatea acestui proces variază între 12 şi 24 mg CO_2/dm^2/h, după Curtis ş.a. (1959), şi între 23 şi 43 mg CO_2/dm^2/h, după Dornhoff şi Shibles (1970). Carpenter şi Board (1997) au precizat că intensitatea asimilaţiei nete are valoarea maximă după 30 de zile de la răsărit (6–8,5 g/ m^2/ zi) şi scade la 80 de zile de la răsărit la valori cuprinse între 1 şi 2 g/ m^2/ zi.

Determinările efectuate în dinamică de Latche ş.a. (1986) au evidenţiat că procesul de fotosinteză se intensifică rapid între orele 5 şi 7, realizează un maximum între orele 9 şi 10 şi scade rapid după orele 17 (*Fig. 7.6.*).

Umbrirea frunzelor determină diminuarea intensităţii acestui proces. Burkey şi Wells (1991) au constatat că plantele cu densitatea de 15 plante/m^2 se umbresc şi ca urmare intensitatea procesului de fotosinteză scade de 2–3 ori, în timp de 40 de zile, după care urmează senescenţa rapidă şi abscisia frunzelor. Densitatea de 3 plante/m^2 asigură realizarea unui maximum fotosintetic în frunzele plantelor de soia.

Dinamica sezonieră a fotosintezei nete se caracterizează, după Woodward şi Rawson (1976), prin prezenţa a 3 maximumuri, care corespund cu formarea frunzelor, cu înfloritul şi cu depozitarea substanţelor de rezervă în seminţe (*Fig. 7.7.*). După Huber ş.a. (1986),

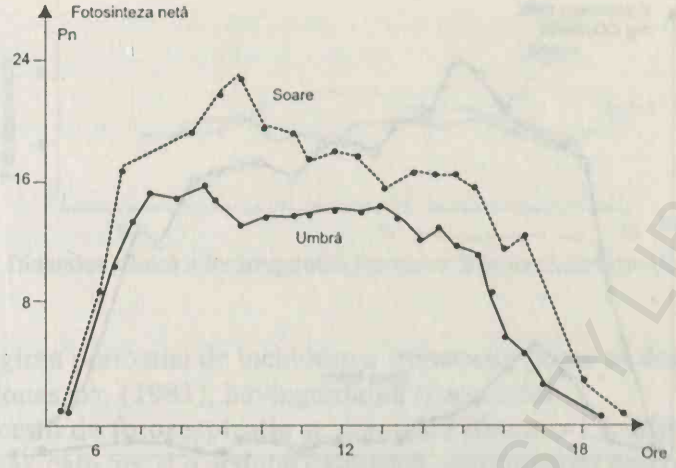

Fig. 7.6. Dinamica zilnică a fotosintezei nete la soia (Latche ş.a., 1986)

Fig. 7.7. Intensitatea fotosintezei nete la frunzele de soia de diferite vârste (Woodward şi Rawson,1976)

intensitatea maximă a procesului de fotosinteză se realizează când frunzele ajung la dimensiunea maximă.

Tulpina şi păstăile au o intensitate mai redusă a procesului de fotosinteză. Humura şi Hawewa (1965) au estimat că în timpul creşterii rapide a seminţelor păstăile pot fixa 14 % din cantitatea totală de dioxid de carbon asimilat, iar tulpinile 3 %, comparativ cu 82 % cât pot fixa frunzele.

BCU CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

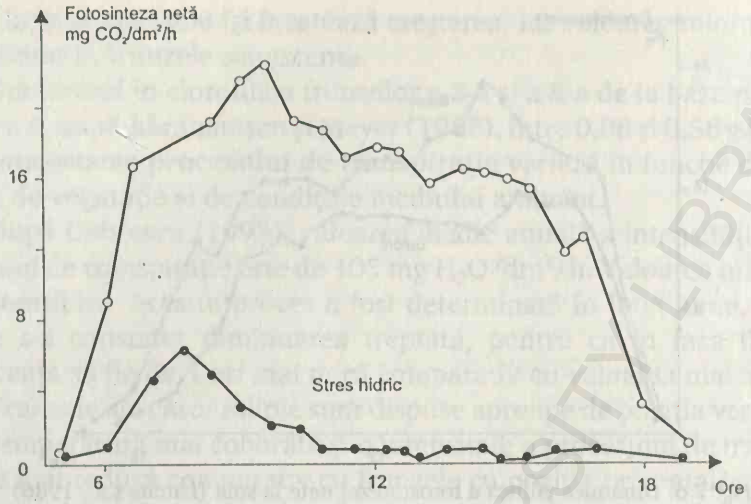

Fig. 7.8. Intensitatea fotosintezei nete a frunzelor, în condiţii de umiditate normală şi la secetă (Planchon ş.a., 1986)

Asimilaţia netă determinată de Enciu (1974) la 6 soiuri de soia a variat între 2,6 şi 3,6 g/m^2/zi. După Hansen (1972), fotosinteza netă variază între 5 şi 7 g $CO_2/m^2/h$, iar după Woodward (1970) între 0,10 şi 0,79 mg $CO_2/m^2/s$/ şi este dependentă de pierderile datorate procesului de respiraţie şi fotorespiraţie.

Ribulozo-1,5-difosfat carboxilaza, care catalizează fixarea dioxidului de carbon în procesul de fotosinteză, reprezintă 6 % din proteinele solubile din frunzele de soia.

După Hansen (1972), principalii factori care influenţează procesul de fotosinteză sunt: lumina şi indicele suprafeţei foliare. Randamentul maxim al fotosintezei se realizează când indicele suprafeţei foliare variază între 5 şi 6, iar lumina este puternică.

Sexton ş.a. (1997) au constatat că nutriţia cu sulf are o mare influenţă asupra metabolismului plantelor de soia. Astfel, cantitatea de ribulozo-1,5-difosfat carboxilază scade cu 62 şi, respectiv, 95 % în condiţiile în care conţinutul de sulf al frunzelor diminuează la 120 şi, respectiv, 40 mg/m^2 suprafaţă foliară. S-a constatat, de asemenea, că ritmul de schimb al dioxidului de carbon se corelează liniar cu conţinutul în sulf al frunzelor, valoarea medie determinată fiind: 216 μmol/g S/ s.

Stresul hidric are o influenţă marcantă asupra procesului de fotosinteză. Închiderea hidroactivă a stomatelor în condiţii de secetă determină scăderea intensităţii procesului de fotosinteză (*Fig. 7.8.*).

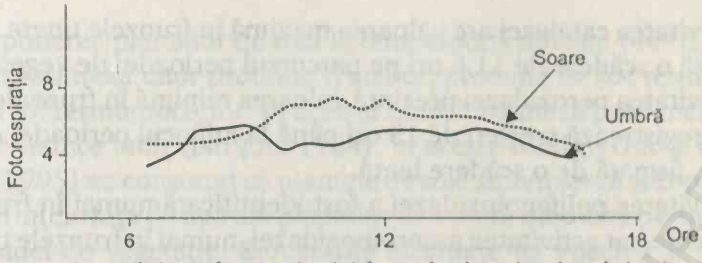

Fig. 7.9. Dinamica zilnică a fotorespirației frunzelor însorite și umbrite (Latche ș.a., 1986)

Prelungirea perioadei de închidere a stomatelor poate să determine, după Jones ș.a. (1981), biodegradarea tilacoidelor.

Procesul de **fotorespirație** se datorește ribulozo-1,5-difosfat carboxilazei, care are și o acțiune oxidazică, determinând descompunerea ribulozo-1,5-difosfatului, cu formarea de acid fosfogliceric și acid fosfoglicolic. Din două molecule de acid fosfoglicolic se regenerează o moleculă de acid gliceric și se elimină o moleculă de dioxid de carbon.

Intensitatea procesului de fotorespirație a frunzelor de soia variază, după Sambo ș.a. (1977), între 0,147 și 0,255 mg $CO_2/m^2/s$. În *figura 7.9.* se prezintă dinamica zilnică a procesului de fotorespirație a frunzelor de soia, după Latche ș.a. (1986).

Intensitatea **procesului de respirație** a frunzelor de soia variază în funcție de vârsta acestora. Frunzele aflate în faza de creștere au o intensitate mai mare a procesului de fotosinteză, comparativ cu frunzele bătrâne. Astfel, după Dobrescu (1993), intensitatea procesului de respirație are valoarea de 440 mg CO_2/kg/h, în cazul frunzelor tinere, și 208 mg CO_2/kg/h, în cazul celor afectate de senescență.

Consumul de substanțe organice în procesul de respirație reprezintă 1/3 din carbonul fixat în procesul de fotosinteză (Mulchi ș.a., 1971).

Permeabilitatea membranelor plasmatice ale celulelor din frunzele de soia are valoarea maximă în faza de tinerețe, scade la 1 354 μS/g pe parcursul perioadei de maturare și are o nouă creștere în perioada de senescență (Dobrescu, 1993). Această creștere indică faptul că în perioada de senescență structura membranelor plasmatice din celulele frunzelor este alterată.

Activitatea enzimatică din frunzele de soia prezintă o variație specifică în funcție de vârsta acestora.

Activitatea catalazei are valoarea maximă în frunzele tinere şi evidenţiază o scădere de 11,6 ori pe parcursul perioadei de vegetaţie.

Activitatea peroxidazei prezintă valoarea minimă în frunzele tinere şi înregistrează creşteri de 15 ori până la mijlocul perioadei de vegetaţie, urmată de o scădere lentă.

Activitatea polifenoloxidazei a fost identificată numai în frunzele senescente, iar activitatea ascorbinoxidazei, numai în frunzele tinere.

Activitatea zaharozofosfat sintazei şi a uridindifosfoglucozo pirofosforilazei creşte în perioada de expansiune a frunzelor (Huber ş.a., 1986). În frunzele tinere de soia s-au determinat fluctuaţii zilnice ale activităţii zaharozofosfat sintazei şi invertazei acide. Activitatea acestor două enzime variază în funcţie de fotoperioadă. În soiurile de zi scurtă, activitatea zaharozofosfat sintazei şi a invertazei acide creşte comparativ cu soiurile de zi lungă.

În apoplastul celulelor din frunzele de soia a fost identificată enzima γ-glutamil hidrolază, care joacă rol în metabolizarea acidului folic, care poate influenţa procesul de creştere a ţesuturilor tinere (Huangpu ş.a., 1996).

În urma proceselor metabolice în frunze se formează alcool metilic şi alcooli poliizoprenoizi. Frunzele tinere degajă 26,8 μg alcool metilic/g subst. proaspătă, iar cele bătrâne 10,0 μg/g (Nemecek-Marshall ş.a., 1995). Cloroplastele din frunzele de soia conţin şi ficaprenoli (C50, C55, C60), glicinoprenoli (C45, C50, C55) şi dicoli (C80, C85), care se consideră că se biosintetizează în aceste organite (Kurisaki ş.a., 1997).

Conţinutul în **electroliţi** din frunzele de soia evidenţiază o creştere de 1,6 ori până în perioada de înflorire, după care are loc o diminuare lentă, probabil, datorită translocării ionilor în seminţe.

Principalii **factori** care determină creşterea plantelor de soia sunt temperatura, aprovizionarea cu apă şi cu substanţe minerale.

Temperatura ambiantă de 26 °C ziua şi 22 °C noaptea induce creşterea mai rapidă a plantelor de soia şi determină un habitus compact (Downs şi Thomas, 1990).

După Dencescu ş.a. (1982), temperatura optimă pentru creşterea plantelor de soia variază între 21 şi 23 °C, fiind cu 1–2 °C mai mare în perioada de înflorire. Suma temperaturilor active variază între 1 000 şi 1 200 °C pentru soiurile foarte precoce şi între 1 400 şi 1 500 °C pentru soiurile tardive. Durata perioadei de vegetaţie variază între 109 şi 156 zile, în funcţie de precocitatea soiurilor.

Expunerea plantelor de soia la temperaturi ridicate (40 °C) determină biosinteza unor proteine specifice, proteine de şoc termic, care au un rol termoprotector. În acelaşi timp, biosinteza proteinelor proprii se reduce mult (Lin ş.a., 1984). În aceste condiţii Guo şi Oosterhuis (1995) au constatat că plantele de soia sintetizează şi D-pinitol.

Cerinţele faţă de apă ale plantelor de soia se modifică pe parcursul perioadei de vegetaţie. Cercetările efectuate de Puech ş.a. (1974), Decan ş.a. (1975), Blanchet ş.a. (1977), Marty ş.a. (1978) etc. au evidenţiat că plantele de soia au trei perioade cu sensibilitate mare la aprovizionarea cu apă:

Prima perioadă corespunde cu etapa de creştere vegetativă, în care rădăcinile au realizat 2/3 din lungimea lor. Cantitatea de apă absorbită reprezintă 15–20 % din cantitatea totală de apă absorbită pe parcursul perioadei de vegetaţie.

A doua perioadă corespunde cu faza de înflorire–fructificare, în care s-au format 3/4 din păstăi.

Ultima perioadă cu sensibilitate mărită pentru aprovizionarea cu apă corespunde cu faza de maturitate în care s-au acumulat lipidele şi mai mult de 80 % din proteine.

Aprovizionarea corespunzătoare cu apă a plantelor de soia este esenţială în faza de înflorire şi de formare a păstăilor (50–60 de zile). În această fază plantele prezintă sensibilitate mare la variaţiile în aprovizionarea cu apă, lipsa acesteia determinând avortarea florilor (Mingeau, 1974), îngălbenirea rapidă a frunzelor şi abscisia lor (Picaard şi Cherry, 1984). Seceta reduce drastic fixarea azotului molecular. Pankhurst şi Sprent (1975) au constatat o corelaţie pozitivă între stresul hidric şi activitatea nitrogenazei. Djekoun şi Planchon (1991) au precizat că fixarea simbiotică a azotului molecular este mai sensibilă la secetă comparativ cu fotosinteza şi apreciază că aceasta se datoreşte scăderii rezistenţei ţesuturilor la difuzia oxigenului. Activitatea enzimelor specifice nu a fost afectată evident de stresul hidric, cu excepţia zaharozo sintetazei, care are un rol-cheie în metabolismul glucidelor din nodozităţi (Gonzales E.M. ş.a., 1995).

Nutriţia minerală este al doilea factor ca importanţă, care influenţează procesul de creştere a plantelor de soia.

Aproximativ 80 % din substanţele minerale se acumulează în perioada cuprinsă între creşterea păstăilor şi maturitatea fiziologică. Seminţele conţin la maturitate 70–75 % din azot şi fosfor şi 60–62 % din potasiul absorbit din sol, în ultima perioadă de creştere.

Nutriţia cu azot a plantelor de soia se bazează pe două surse de azot: azotul mineral şi cel molecular. Conţinutul mărit de azot mineral din sol întârzie formarea nodozităţilor şi reduce aportul nutriţiei simbionte.

Azotul amoniacal determină dereglări ale metabolismului plantelor de soia. Substanţa uscată din soia este redusă, suprafaţa frunzelor este mai mică şi prezintă simptome de ofilire, cloroză sau necroze. Nutriţia cu azot amoniacal a determinat diminuarea intensităţii fotosintezei, a conţinutului în clorofilă şi în proteine al frunzelor şi activitatea redusă a enzimei ribulozo-1,5-difosfat carboxilază/oxidază (Kpodar ş.a., 1992).

Dozele mari de azot inhibă reducerea nitraţilor în frunzele plantelor nodulate de soia, în timp ce dozele moderate permit un echilibru între cele două căi de nutriţie, ceea ce conduce la sporirea producţiei (Bouniols ş.a., 1986).

Cele două surse de azot pot fi utilizate de plantele de soia în modul următor. În perioada de creştere vegetativă predomină utilizarea azotului mineral, comparativ cu azotul molecular fixat în nodozităţi. La începutul perioadei de fructificare, procesul de reducere a nitraţilor în frunze scade marcant, iar fixarea simbiotică a azotului molecular realizează un maximum.

Fosforul determină creşterea conţinutului în proteine din seminţe şi scăderea celui de lipide (Jones şi Lutz, 1971). Nutriţia deficitară cu fosfor a plantulelor de soia nu a determinat modificări semnificative ale conţinutului frunzelor în clorofilă, dar a diminuat de 1,55 ori intensitatea procesului de fotosinteză (Rao ş.a., 1993). Carenţele de fosfor scad ritmul de schimb al dioxidului de carbon în faza de lumină a fotosintezei, ceea ce conduce la creşterea concentraţiei interne a acestui component gazos (Qui ş.a., 1992). Exportul asimilatelor din frunzele tinere este încetinit în cazul carenţelor în fosfor, are loc acumularea amidonului, scade activitatea zaharozo sintetazei, iar procesul de creştere este inhibat.

Toleranţele plantelor de soia la concentraţiile mari de fosfor variază în funcţie de soi (Foote şi Howell, 1964). Liniile de soia tolerante acumulează mai puţin fosfor şi îl încorporează mai rapid în nucleotide, comparativ cu liniile sensibile.

Creşterea conţinutului de potasiu din sol a determinat sporirea numărului de nodozităţi, a greutăţii acestora, a conţinutului de azot total acumulat şi a substanţei uscate. Concentraţia optimă a potasiului din soluţie a fost de 5,0 mmol (Premaratne şi Oertli, 1994).

Plantele de soia sunt relativ rezistente la carenţa de fier, dar în condiţiile unor soluri calcaroase se poate manifesta cloroza. Cianzio şi Fehr (1980) au constatat că apariţia simptomelor de clorozã la plantele de soia se datoreşte expresiei unei singure gene, precum şi unui mecanism poligen.

Molibdenul are un rol esenţial în asimilarea azotului, fiind component al enzimelor nitratreductază şi nitritreductază.

Conţinutul de cupru din plantele de soia creşte concomitent cu cel din sol, concentraţia determinată în rădăcini fiind mai mare decât cea din muguri. Dozele ridicate de cupru, de până la 2 500 mg Cu/kg sol, determină inhibarea creşterii plantelor, acumularea de substanţă uscată şi reduc producţia de soia (Kuduk, 1990).

Excesul de aluminiu inhibă creşterea meristemului rădăcinii, care este situsul principal al biosintezei citochininelor. Ca urmare, la plantele de soia crescute în soluri bogate în aluminiu se constată inhibarea creşterii ramificaţiilor laterale ale tulpinii.

Aprecierea stării de nutriţie a plantelor de soia se face prin diagnoză foliară. În acest scop se utilizează, conform recomandărilor CETIOM, frunzele trifoliate, complet dezvoltate, de pe tulpina principală, recoltate în faza R1 — începutul înfloririi. Compoziţia chimică a frunzelor provenite de pe plantele cu o nutriţie corespunzătoare, raportată la substanţa uscată, este următoarea: 3,7 % azot, 0,31 % fosfor, 2,1 % potasiu, 0,8 % calciu, 0,20 % magneziu, 80 ppm fier, 25 ppm zinc şi 55 ppm mangan.

Stresul hidric influenţează activitatea din bacteriorize, procesul de fotosinteză şi de transpiraţie. Creelman şi Mullet (1995) au constatat că în frunzele deshidratate, care au greutatea proaspătă mai mică cu 15 %, se biosintetizează acid jasmonic. Conţinutul acestei substanţe creşte de aproximativ 5 ori în 2 ore şi scade după 4 ore la nivelul martorului. Autorii consideră că această substanţă are rol de semnal pentru factorii de stres din mediul ambiant, dar are rol şi în dezvoltarea plantelor.

Plantulele tinere de soia sunt sensibile la **salinitate** (25 mmol NaCl), care determină reducerea biomasei. Plantele mature sunt mult mai rezistente, concentraţiile de 100 mmol NaCl având efecte puţin vizibile (Bourgeais-Chaillou, 1992). Capacitatea plantelor de soia de a supravieţui în condiţii de salinitate creşte ca urmare a sintezei şi acumulării D-pinitolului sau/ şi a D-ononitolului (Bohnert ş.a., 1995).

Ploile acide, cu pH-ul între 3,0 şi 4,2 , nu au afectat procesele fiziologice şi producţia la plantele de soia (Smith ş.a., 1991).

Distanţa de semănat reprezintă un factor esenţial ce condiţionează procesul de creştere a plantelor de soia. Carpenter şi Board (1998) menţionează că densitatea optimă a plantelor pentru plantele de soia variază între 30 000 şi 500 000 plante/ hectar, în funcţie de condiţiile ambiante şi factorii genetici. Creşterea densităţii plantelor de la 70 000 la 234 000 plante/ha a determinat o sporire a producţiei doar de 9 %, care se datoreşte echilibrului dintre ritmul de creştere şi acumularea substanţei uscate.

Miller ş.a. (1998) au constatat că sporirea concentraţiilor de dioxid de carbon din atmosferă stimulează procesul de creştere şi acumularea de biomasă în plantele de soia, în timp ce ozonul are un efect contrar, reducând masa rădăcinilor şi a tulpinii.

7.3. Fiziologia dezvoltării plantelor de soia

În paralel cu procesul de creştere, se desfăşoară şi procesul de dezvoltare, care implică modificări calitative ce determină parcurgerea fazelor de tinereţe, maturitate şi senescenţă şi realizarea capacităţii de înflorire. Trecerea la faza de maturitate are loc în etapa în care se produce inducţia şi evocarea florală.

Inducţia florală este determinată la plantele de soia de durata fotoperioadei şi de temperatură (Lawn şi Byth, 1973). Cercetările efectuate cu diferite specii (ex. *Arabidopsis, Petunia* etc.) au evidenţiat că în condiţii inductive se formează un mesager chimic complex care determină expresia genelor specifice (ale fotoperiodismului sau ale vernalizării), depresia genelor identităţii meristemului vegetativ şi expresia etapizată şi perfect coordonată a genelor identităţii meristemului floral şi ale celor care determină formarea primordiilor florale.

Din punctul de vedere al fotoperioadei, soia este o specie de zi scurtă. Unele soiuri de soia sunt sensibile la fotoperioadă din momentul răsăritului, când cotiledoanele sunt expuse la lumină. Există însă şi soiuri care au o perioadă de juvenilitate în care nu sunt sensibile la durata fotoperioadei timp de 11–33 zile. În condiţii de temperatură zi/ noapte de 30/ 20 °C, durata perioadei de la semănat la înflorit a variat între 38 şi 53 zile în condiţii de fotoperioade scurte (11,5 ore/ zi) şi cu 20 zile mai mult în condiţii de fotoperioade lungi (13,5 ore/zi) (Collinson ş.a., 1993).

Amelioratorii s-au preocupat în permanenţă de extinderea ariei de cultură a acestei specii. Răspunsul la fotoperioadă este condiţionat de genele care condiţionează înfloritul şi maturitatea şi care sunt situate în 5 loci: E1–E5. Allelele E1 întârzie înflorirea cu 16–23 zile şi maturitatea cu 15–18 zile. Allelele E2 prelungesc perioada vegetativă şi reproductivă întârziind înfloritul cu 7–14 zile. Allelele E3 întârzie maturitatea cu 6–8 zile, E4 întârzie înfloritul cu 1–6 zile, iar allelele E5 sunt similare cu E2, întârziind înfloritul şi maturitatea (Bernard, 1971; Buzzell şi Bernard, 1975; McBlain şi Bernard, 1987).

Cober ş.a. (1996) au constatat că plantele de soia sunt sensibile şi la calitatea luminii exprimată prin raportul dintre radiaţiile roşii şi infraroşii. Allelele A1 sunt mai sensibile la calitatea luminii şi necesită un raport R/ IR apropiat de cel al luminii naturale. Allelele E3 au fost mai puţin sensibile, iar allelele E4 au avut o sensibilitate intermediară la calitatea luminii.

Hodges şi French (1985) consideră că inducţia florală este determinată primar de durata fotoperioadei, iar temperatura reglează în principal creşterea florilor. Temperatura ridicată din timpul nopţii întârzie înflorirea şi maturarea (Seddigh şi Jaliff, 1984), în timp ce temperaturile coborâte din timpul nopţii devin eficace numai în fotoperioadele scurte (Lawn şi Byth, 1973). Nu se poate exclude însă şi influenţa celorlalţi factori ai mediului. Astfel, carenţa de azot determină senescenţa timpurie a plantelor de soia (Egli ş.a., 1978), iar înflorirea este întârziată (Huxley ş.a., 1976).

Rezultatele cercetărilor cu privire la numărul de grade de temperatură necesare pentru inducţia florală sunt incomplete. În general, soiurile de zi scurtă sunt mai puţin exigente la temperatură, pentru realizarea ciclului de creştere şi de dezvoltare.

Temperaturile coborâte pozitive (15 °C) din perioada de înflorire determină scăderea producţiei de seminţe şi a calităţii acestora (Takahashi şi Asanuma, 1996). Sensibilitatea plantelor de soia la temperaturi coborâte pozitive este maximă în perioada cuprinsă între meioză şi anteză (Gass, 1994). Diferenţele dintre genotipurile tolerante şi sensibile sunt doar de 3 °C, variind între 15 şi, respectiv, 18 °C, iar din punct de vedere tehnologic genotipurile menţionate se deosebesc prin numărul de flori produse în racemul central, capacitatea de reţinere a florilor şi prin capacitatea de compensare a florilor căzute (Gass ş.a., 1996). La recoltare aceste diferenţe dintre genotipuri se manifestă prin repartiţia neregulată a păstăilor şi a seminţelor în lungul tulpinii.

Temperaturile ridicate din timpul zilei (35 °C 10 ore/zi), în timpul perioadei de înflorit, au determinat scăderea producţiei cu 27 % (Gibson şi Mullen, 1996).

Creşterea concentraţiilor de dioxid de carbon şi de ozon din atmosferă are un efect stimulator asupra procesului de dezvoltare.

În urma procesului de inducţie floral, din mugurii axilari se formează inflorescenţe de tip racem, care conţin 2–35 flori fiecare (Piper şi Morse, 1923).

Mugurul terminal al plantelor de soia cu creştere nedeterminată îşi continuă creşterea vegetativă până aproape de faza de maturitate. În acest caz inflorescenţele sunt raceme axilare, cu o distribuţie egală a păstăilor şi cu o frecvenţă descrescătoare spre vârful tulpinii.

Mugurul terminal al plantelor cu creştere determinată devine la un moment dat inflorescenţă, iar creşterea plantei încetează. În afara racemului terminal, aceste plante au şi raceme axilare distribuite în lungul tulpinii.

Primele flori apar la nodurile 5 sau 6 de la baza tulpinii, iar uneori mai sus. Florile se formează progresiv către vârful tulpinii principale şi către vârfurile racemelor axilare. Perioada apariţiei florilor depinde de soi, de data semănatului şi de condiţiile de mediu. În general, florile apar după 3–5 săptămâni de la răsăritul plantelor, iar în cazul soiurilor tardive, mai târziu (Hardman, 1970). Temperatura minimă pentru înflorire variază între 17 şi 18 °C, iar cea optimă între 22 şi 25 °C (Bîlteanu şi Bîrnaure, 1989).

Van Schaik şi Probst (1958) au semnalat faptul că plantele de soia produc mai multe flori faţă de păstăile care rezultă. La soiurile cu un număr mare de flori în inflorescenţă s-a înregistrat un procent foarte ridicat de flori sau păstăi avortate (40–80 %). Avortarea florilor poate avea loc în orice fază de la formarea mugurilor florali şi până la formarea embrionului.

Van Schaik şi Probst (1958) au constatat că 48–81 % din florile plantelor de soia cad, fără a forma păstăi. Procentul de flori care cad variază în funcţie de nodul la care se află inflorescenţa, la nodurile mijlocii determinându-se cel mai redus procent de abscisie. Primele 4 flori din racem cad în proporţie de 17 %, iar următoarele 4 în proporţie de 47 % (Brun şi Betts, 1984).

Polenizarea la plantele de soia este autogamă şi în anumite condiţii nefavorabile, polenizarea poate să aibă loc şi în floarea închisă.

Polenizarea alogamă are o pondere de 0,09–1,63 %, în funcţie de temperatură, lumină şi umiditatea atmosferică din timpul înfloritului.

După dubla fecundare, zigotul are o perioadă de repaus de aproape o zi. Prima diviziune a zigotului s-a observat după 32 de ore după polenizare.

Sueges (1949) a descris principalele faze de dezvoltare a embrionului, începând cu prima diviziune a zigotului.

Creşterea rapidă a cotiledoanelor este însoţită de acumularea proteinelor şi a lipidelor, care durează circa 3 săptămâni. Pe parcursul acestei faze se acumulează circa 80 % din substanţele de rezervă.

7.4. Translocarea substanţelor de rezervă

Translocarea substanţelor de rezervă prin corpul plantelor de soia are loc în principal sub formă de zaharoză, care reprezintă 90–95 % din substanţele translocate. Alături de acestea se găsesc: aminoacizi, acizi organici, ioni etc. Principalele forme de transport al azotului molecular îl reprezintă ureidele: alantoina şi acidul alantoic, iar pentru azotul mineral: glutamina (Rainbird ş.a.,1984).

Distribuţia substanţelor fotosintetizate în plante rezultă în urma fenomenului de competitivitate. La plantele tinere concurenţa se manifestă între rădăcini şi părţile aeriene, iar la plantele mature, între organele vegetative şi fructificaţii.

În cazul plantelor fără fructificaţii, sensul de transport al asimilatelor este următorul: frunzele superioare furnizează asimilate pentru zona apexului şi pentru frunzele tinere, iar frunzele bazale furnizează asimilate pentru rădăcini. Frunzele din zona de mijloc a plantelor furnizează asimilate atât pentru rădăcină, cât şi pentru organele aeriene (Thaine ş.a., 1959).

Translocarea glucidelor la plante de soia cu creştere nedeterminată, în perioada de preînflorire, prin utilizarea carbonului marcat (^{14}C) a fost studiată de Calmes ş.a. (1986). Încă din primele ore de la tratament o parte însemnată din carbonul marcat este transportat din frunze sub formă de zaharoză.

În primele 3 săptămâni de creştere vegetativă, organele aeriene primesc marea majoritate a substanţelor asimilate. Începând cu săptămâna a 4-a se formează nodozităţile spre care se dirijează o mare parte din produsele fotosintetizate.

O parte din glucidele fotosintetizate se acumulează în frunze, peţioli şi tulpini, înainte de formarea seminţelor. După formarea acestora, substanţele depozitate temporar în organele vegetative sunt retranslocate şi depozitate în seminţe.

Hauway şi Weber (1971) au studiat dinamica acumulării substanţei uscate în diferite organe ale plantelor de soia. Acumulările cantitative cresc de la frunze la peţioli, tulpini, păstăi şi seminţe. Conţinutul maxim de substanţă uscată se realizează după 85 zile de la răsărit, după care se constată o diminuare în frunze, peţioli, tulpini şi păstăi, datorită translocărilor care au loc spre seminţe.

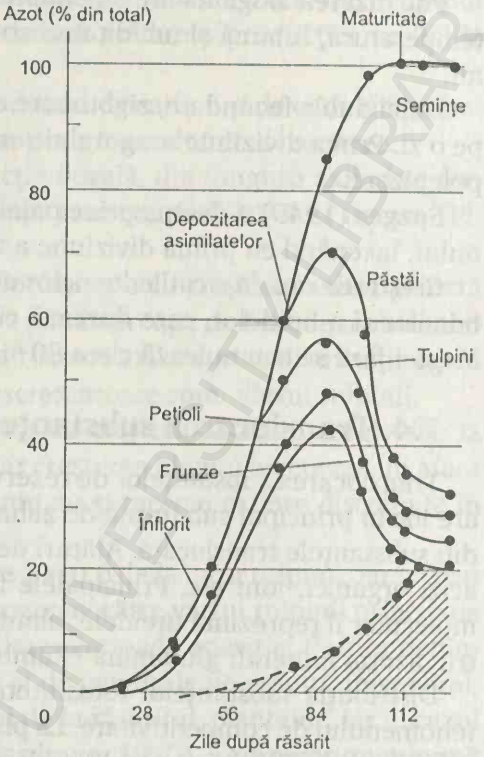

Fig. 7.10. Conţinutul în azot al plantelor de soia, în timpul sezonului de vegetaţie (Hanway şi Weber, 1971)

Frunza tânără consumă o parte însemnată din produşii fotosintetizaţi, pentru a-şi asigura creşterea. Ajungând la faza de maturitate, nevoile sale scad şi se rezumă la necesarul de producere a energiei pentru reducerea nitraţilor, sinteza macromoleculelor, reînnoirea proteinelor citoplasmatice şi pentru transportul asimilatelor. Ca urmare, majoritatea asimilatelor sunt transportate din frunze spre fructe şi seminţe.

Grimes ş.a. (1992) au identificat în membranele plasmatice ale unor celule, aşa cum sunt cele din mezofilul foliar tânăr, celule-anexă, din cotiledoanele în curs de dezvoltare etc., o proteină membranală cu greutatea moleculară de 62 kDa care fixează zaharoza şi se consideră că este implicată în transportul acesteia spre floem.

Substanţele azotate se biosintetizează fie la nivelul frunzelor, fie la nivelul rădăcinii (*Fig. 7.10.*).

În timpul germinării seminţelor, biodegradarea substanţelor azotate din cotiledoane conduce la formarea de mici cantităţi de ureide. Sinteza lor este lentă, atât timp cât nodozităţile nu sunt funcţionale.

În perioada de la înflorire şi până la maturarea seminţelor, ureidele au o pondere din ce în ce mai mare comparativ cu asparagina din seva brută. Cantitatea de asparagină transportată prin vasele lemnoase are un maximum la mijlocul zilei. În acelaşi timp, s-a constatat că proporţia de asparagină din seva brută scade de la înflorire până în perioada de maturitate a seminţelor, în timp ce conţinutul în ureide prezintă un maximum la începutul creşterii seminţelor.

Cercetările efectuate cu xantină marcată cu ^{14}C evidenţiază prezenţa ureidelor marcate în tulpină, existenţa transferului lateral între xilem şi floem şi rolul tulpinii în depozitarea temporară a acestor substanţe. S-a constatat, de asemenea, că acumularea ureidelor variază şi în funcţie de poziţia internodului. Astfel, pentru soiurile de soia cu creştere nedeterminată nodurile mediane acumulează rezervele cele mai mari şi ca urmare au cel mai mare număr de fructificaţii.

La soiurile cu creştere determinată, nodurile apicale sunt cele mai bogate în ureide şi asparagină şi au cel mai mare număr de păstăi.

Substanţele care alcătuiesc seva elaborată din floem sunt translocate prin celulele seminţelor, pe cale apoplasmică (Hsu ş.a., 1984) şi simplasmică. Concentraţia în aminoacizi şi nitraţi din apoplast are un maximum în faza de umplere rapidă a seminţelor şi scade după realizarea greutăţii maxime a acestora. Soluţia din apoplast conţine 80–95 % din azot sub formă de aminoacizi şi amide, în timp ce alantoina şi acidul alantoic au o pondere redusă.

Translocarea substanţelor poate să aibă loc şi în sens invers, din sămânţă în organele vegetative. Stropirile cu zaharoză marcată pe învelişul seminal, făcute de Bennett ş.a. (1989), au evidenţiat că 0,1–0,5 % din radioactivitate s-a găsit în organele vegetative. Transportul acestora are loc prin xilem, iar cea mai mare parte din substanţele marcate (80 %) translocate au fost identificate în frunze.

Raafat ş.a. (1979) au determinat ritmul de translocare a asimilatelor folosind $^{14}CO_2$ şi au constatat că cea mai mare radioactivitate specifică se găseşte în păstăi, iar cea mai mică în nodozităţi. Ritmul de translocare a asimilatelor a fost influenţat de forma de azot existentă în plante. Azotul amoniacal reduce capacitatea frunzelor de export al asimilatelor, în timp ce azotul nitric stimulează exportul asimilatelor în tulpini şi fructe. În acelaşi timp, atât azotul nitric, cât şi cel amonia-

cal reduc capacitatea bacteriorizelor de a importa fotosintetizate marcate.

7.5. Depozitarea substanţelor de rezervă

Depozitarea substanţelor de rezervă se face în cele 1–5 seminţe care se află într-o păstaie, de obicei dehiscentă, dreaptă sau uşor curbată, cu lungimea de 2–8 cm şi lăţimea de 1,5 cm, de culoare cenuşie, roşcată, brună, galbenă sau neagră.

Toate soiurile de soia sălbatice au tegumentul pigmentat în negru sau brun din cauza allelei *i* recesive şi a allelelor din locusurile R şi T. Soiurile comerciale au aproape toate tegumentul colorat în galben, din cauza prezenţei unei allele dominante în locusul I, care inhibă formarea ARNm ce codifică calcon sintetaza implicată în sinteza antocianilor (Wang ş.a., 1994).

Pe o plantă se pot forma până la 400 de păstăi. Masa seminţelor constituie 23,4–27,2 % din masa totală a organelor epigee (Enciu, 1974) şi reprezintă 2 000–2 700 kg/ha.

Board şi Harville (1998) subliniază faptul că producţia de seminţe este influenţată în principal de aprovizionarea cu substanţe nutritive fotosintetizate. Activitatea fotosintetică scade treptat pe parcursul perioadei de depozitare a substanţelor de rezervă, datorită maturării rapide a frunzelor. Din această cauză producţia plantelor de soia este determinată în principal de fotosintetizatele produse în primele etape ale procesului de înflorire–fructificare.

Ritmul de acumulare a asimilatelor în seminţele de soia este de 3,3–8,3 mg subst. uscată/sămânţă (Egli, 1978), ceea ce corespunde cu acumularea zilnică a 1,4–3,3 mg proteină/zi/sămânţă. În acest scop necesarul de azot este de 0,2–0,5 mg (Sindar şi DeWit, 1975).

La sfârşitul perioadei de creştere, cotiledoanele seminţelor conţin numeroase granule de **amidon**, care se presupune că sunt utilizate în timpul deshidratării şi maturării, deoarece nu sunt prezente în faza de maturitate. Seminţele mature conţin cantităţi mici de glucide solubile: 3,5–4,5 % stahioză, 3,7–6,7 % zaharoză şi 0,7–1,4 % rafinoză.

Pe parcursul perioadei de creştere rapidă a cotiledoanelor are loc acumularea a circa 80 % din proteinele şi lipidele de rezervă.

Frunzele reprezintă principala sursă de azot pentru sinteza **substanţelor proteice**. În frunzele tinere au fost identificate două polipeptide glicozilate VSP a şi VSP b, care au greutatea moleculară de aproximativ 25 kDa şi sunt depozitate în vacuolele celulelor mezofi-

lului foliar. Acestea reprezintă 6–15 % din proteinele solubile (Staswick, 1994) şi sunt considerate ca forme temporare de depozitare a azotului proteic, deoarece scad cantitativ la 1 % în timpul formării seminţelor. Aceste polipeptide sunt translocate în seminţe, unde intră în compoziţia proteinelor de rezervă.

Liniile care acumulează cantităţi mari de proteine nu au mai multe nodozităţi, ci au capacitatea de fixare a azotului molecular până în fazele târzii de vegetaţie (Leffel ş.a., 1992).

Melzer şi O'Leavy (1991), utilizând izotopi, au constatat că 40 % din acidul aspartic depozitat în seminţele de soia derivă dintr-un proces de biosinteză în care este implicat fosfoenolpiruvat carboxilaza.

Monma ş.a. (1992) au urmărit formarea veziculelor proteice în timpul depozitării substanţelor de rezervă. Autorii apreciază că aceste organite celulare se formează din vacuolă, care se subdivide în vacuole mici, învelite de o membrană simplă. Acestea se asociază cu reticulul endoplasmatic rugos, poliribozomii de pe acest organit sintetizând proteinele direct în vezicule, sau se înconjoară cu poliribozomi. Zheng ş.a. (1992) au constatat că formarea veziculelor proteice are loc la 43 zile de la înflorit. Iniţial acestea se formează din vacuole, iar într-o fază mai avansată se formează din reticulul endoplasmatic rugos.

Iniţierea biosintezei proteinelor de rezervă este indicată de proliferarea poliribozomilor asociaţi cu reticulul endoplasmatic rugos sau cu membranele veziculelor (Bils şi Howell, 1963). Ca urmare în vezicule se acumulează proteine şi, de obicei, în mijlocul acestora se găseşte un globoid de fitină.

Blackman ş.a. (1991) au constatat că după 44 zile de la înflorit, în seminţe se depozitează un grup de proteine (*Lea protein*), care se presupune că au rol în protecţia seminţelor mature, la leziunile produse în timpul deshidratării.

Proteinele de rezervă din plantele de soia reprezintă aproximativ 70 % din proteinele totale şi sunt constituite în principal din glicinină şi β-conglicinină, ultima dintre acestea având un conţinut redus de aminoacizi cu sulf (sub 1 %). Biosinteza glicininei este codificată de 5 gene Gy1–Gy5 (Diers ş.a., 1994). Alături de acestea în veziculele proteice se află depozitat un inhibitor proteic al tripsinei (Diaz ş.a., 1993) şi o metaloproteină toxică, soiatoxin, alcătuită dintr-un lanţ proteic acid cu greutatea moleculară de 21 kDa, care are grupări tiol reduse ce menţin solubilitatea şi activitatea biologică şi care conţine ioni de fier, calciu, zinc şi magneziu (Vasconcelos ş.a., 1994).

Calitatea proteinelor din seminţele de soia este determinată de conţinutul de aminoacizi cu sulf (metionină, cistină) şi poate fi exprimată prin valoarea raportului N/ S.

Anionul sulfat absorbit din sol este transportat până la cloroplaste, unde este redus la azot amoniacal, care este utilizat la sinteza cisteinei. Activitatea enzimelor, care catalizează reducerea sulfului, scade o dată cu încetarea procesului de creştere a frunzelor. Sexton ş.a. (1998) au constatat că sulful este depozitat în frunze, păstăi şi seminţe sub formă de proteine, iar în rădăcini şi tulpini, ca sulfat. Sunarpi şi Anderson (1997) menţionează că mai mult de 80 % din sulful din seminţe este retranslocat în timpul depozitării substanţelor de rezervă şi provine din tulpină. Calitatea proteinelor de rezervă pare să fie dependentă de capacitatea plantelor de soia de a reduce sulfatul şi de a sintetiza aminoacizi cu sulf, în timpul depozitării substanţelor de rezervă.

Studiile ulterioare efectuate de Sexton ş.a. (1998) au precizat că gradul de aprovizionare a plantelor cu sulf condiţionează calitatea proteinelor din seminţe. Dacă aprovizionarea cu sulf creşte de la 12 la 62 g/ plantă, concentraţia sulfului din cotiledon se dublează, raportul N/ S scade de la 40 la 20, iar conţinutul de subunităţi β ale β-conglicinei (care conferă calităţi negative) sunt corelate liniar, pozitiv, cu raportul N/ S. Fracţiunile de glicină (care conferă calităţi superioare proteinelor) din proteinele de rezervă sunt corelate liniar negativ cu raportul N/ S. Astfel, dacă raportul N/ S creşte în condiţiile unei carenţe de sulf, glicina scade de la 60 % la 30 % din proteinele de rezervă.

Fertilizarea cu azot nitric a determinat creşterea cu 4 % a proteinelor de rezervă din seminţe comparativ cu varianta nefertilizată, care a utilizat azotul fixat de bacteriorize. Această creştere a fost însoţită însă de sporirea cantitativă a subunităţilor β ale β-conglicininei, ceea ce a determinat diminuarea calităţii proteinelor din seminţele de soia (Paek ş.a., 1997).

Lipidele de rezervă sunt depozitate în sferozomi sub formă de trigliceride şi reprezintă 17–22 % din substanţa uscată a seminţelor. Membrana sferozomilor este alcătuită din fosfolipide şi proteine cu greutatea moleculară de 24 kDa, denumite oleozine (Loer şi Herman, 1993). Liniile noi selecţionate pentru conţinutul lor ridicat de lipide au un conţinut ce variază între 41,2 şi 43,7 % (Helms şi Orf, 1998). Uleiul extras din seminţele de soia conţine 11,0 % acid palmitic, 4,0 % acid stearic, 23,0 % acid oleic, 54,0 % acid linoleic şi 8,0 % acid

linolenic (Luhrs şi Friedt, 1992). Rebetzke ş.a. (1997) menţionează că proporţia acestor acizi graşi variază cu genotipul, unele familii produc 14,0–17,5 % acid palmitic şi acizi graşi saturaţi, altele produc 64,0 % acid linoleic, iar acizii graşi polinesaturaţi depăşesc 72,0 %.

După Rahman ş.a. (1998), calitatea edibilă a uleiului de soia este datorată în mare măsură conţinutului în acid linolenic, care conferă o aromă necorespunzătoare, precum şi instabilitatea acestuia. Conţinutul în acid linolenic a uleiului de soia variază între 8 şi 9 % şi numai în cazul noilor mutante (ex. M–24) scade la 6,2 %.

Pentru îmbunătăţirea calităţii uleiului de soia este necesar să se reducă conţinutul în acizi graşi saturaţi, respectiv în acid palmitic şi în acizi graşi polinesaturaţi (acid linolenic), care determină instabilitatea oxidativă. Wilkox ş.a. (1991) au constatat că sinteza şi acumularea acidului palmitic este condiţionată de trei gene majore, efectul acestora determinând reducerea conţinutului în acid palmitic de la 11 % la 4 %. Rebetzke ş.a. (1998) au constatat că genele care reduc conţinutul în acid palmitic au efect semnificativ şi asupra conţinutului în acid oleic şi în acid linolenic.

Walker ş.a. (1998) menţionează că prin mutageneză chimică au fost identificate allelele care determină reducerea conţinutului în acid linolenic: fan 1, fan 1 (A5) şi fan 2. Acest proces se realizează cu participarea enzimei omega-3 acid gras desaturază, care a fost localizată în microzomi (Byrun ş.a., 1997). Uleiul extras din seminţele acestor linii conţine cu 4,6–5,0 % mai puţin acid linolenic, conţinutul în acid stearic şi acid linoleic a fost semnificativ mai mare, conţinutul în acid palmitic şi oleic a fost nemodificat, iar stabilitatea oxidativă a uleiului a fost mai mare.

Peroxidarea lipidelor din seminţele de soia poate determina deteriorarea calităţii acestora. Punerea în libertate a acizilor graşi din membranele plasmatice afectează integritatea acestora, iar formarea peroxizilor lipidici măreşte gradul de toxicitate al acestora (Trawatha ş.a., 1995).

Izoenzimele lipoxigenazei în seminţele de soia catalizează hidroperoxidarea acizilor graşi polinesaturaţi, în principal a acidului linoleic şi linolenic. Produşii primari ai acestei reacţii sunt hidroperoxizii acizilor graşi, care pot fi convertiţi în aldehide în prezenţa hidroperoxid liazei şi care ulterior pot fi reduse la alcooli în prezenţa alcool dehidrogenazei. Unele dintre aceste substanţe au o aromă dezagreabilă şi din această cauză Narvel ş.a. (1998) s-au preocupat de obţinerea unor linii de soia care au seminţele lipsite de aceste enzime.

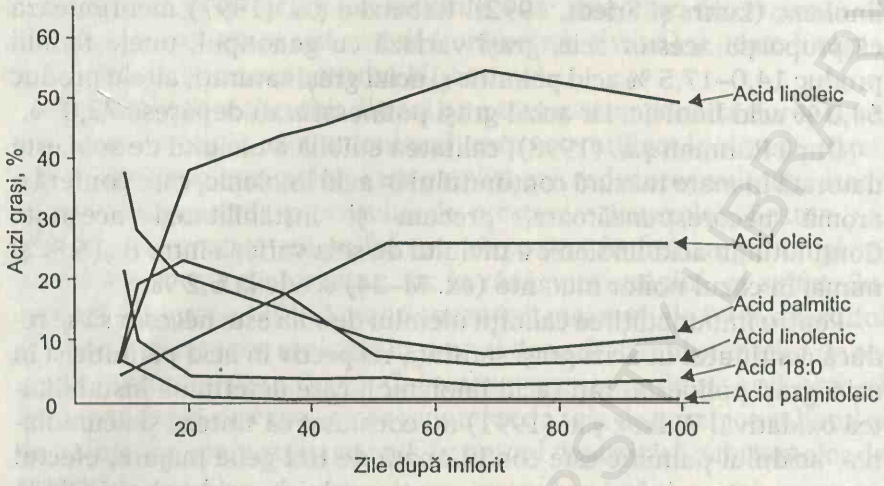

Fig. 7.11. Modificarea compoziţiei în acizi graşi a trigliceridelor din seminţele de soia în timpul maturării (Apple ş.a., 1974)

În primele etape ale biosintezei lipidelor, care se desfăşoară în fazele timpurii ale procesului de creştere a seminţelor, se formează fosfolipide şi glicolipide. După 9 zile de la înflorit, se biosintetizează trigliceride care marchează începutul procesului de depozitare a lipidelor de rezervă. Sinteza fosfolipidelor are loc până în fazele târzii de depozitare a substanţelor de rezervă, dar cu intensitate redusă (Privett, 1973).

În etapele timpurii de biosinteză a lipidelor, trigliceridele conţin mai mult acid linolenic, în timp ce la maturitate conţinutul în acid linoleic şi oleic creşte (*Fig. 7.11.*).

Pe parcursul procesului de acumulare a lipidelor de rezervă în seminţele plantelor de soia se disting 3 faze:

În faza 1, care are loc în primele zile după înflorit, nu se biosintetizează lipide.

În faza a 2-a, după circa 20 de zile de la înflorit, se produce sinteza rapidă a lipidelor.

În faza a 3-a continuă depozitarea lipidelor şi are loc deshidratarea seminţelor.

Procesul de biosinteză a lipidelor are loc în reticulul endoplasmatic neted, iar substanţele formate se acumulează între bistratul membranei acestui organit, care prin strangulare formează o veziculă cu diametrul de 0,8–1,0 μm, denumită sferozom. Din această cauză

membrana acestei vezicule este alcătuită dintr-un singur strat format din lipide şi proteine.

Pe parcursul procesului de maturare a seminţelor creşte toleranţa acestora la deshidratare prin acumularea de zaharoză, stahioză, rafinoză, galactopinitol A, galactopinitol B, fagopiritol B 1, D-pinitol, D-chiroinozitol şi mioinozitol (Obendorf, 1998; Blackman ş.a., 1992).

Acumularea substanţelor de rezervă în seminţe este influenţată de factorii ambianţi şi, în special, de temperatură şi de aprovizionarea cu apă şi substanţe minerale.

Expunerea plantelor de soia la temperaturi ridicate (35 °C, 10 ore/ zi), în perioada de la înflorire la maturitate, determină diminuarea producţiei cu 27 %, datorită inhibării procesului de fotosinteză. Temperaturile ridicate din timpul nopţii nu au avut efecte negative în nici una din fazele de dezvoltare reproductivă. Producţiile maxime au fost obţinute în condiţiile unui regim de temperatură zi/ noapte de 26/ 20 °C (Gibson şi Mullen, 1996).

Creşterea concentraţiei de dioxid de carbon, la temperatura de 26 °C, determină sporirea dimensiunilor seminţelor, în timp ce temperaturile coborâte inhibă transportul asimilatelor spre seminţe (Zampini ş.a., 1984).

Asigurarea unui regim optim de umiditate a solului prin irigaţii, în special în timpul fazei reproductive, determină realizarea unei producţii mari, cu un procent maxim de seminţe germinabile (Heatherly, 1993). Stresul hidric din timpul depozitării substanţelor de rezervă poate reduce producţia de seminţe, prin accelerarea procesului de senescenţă a frunzelor şi prin scurtarea perioadei de depozitare. Astfel, în cazul în care capacitatea de câmp scade la 60 %, mărimea seminţelor se reduce cu 8–20 %, iar când capacitatea de câmp ajunge la 30 %, numărul de seminţe scade cu 18 %, iar mărimea acestora se reduce cu 14–32 % (Souza ş.a., 1997).

Hirshfield ş.a. (1993) au constatat că fertilizarea cu NPK în faza când păstaia are lungimea de 1,5 cm a determinat formarea unui număr mare de seminţe, cu un număr redus de celule ($10,3 \times 10^6$), de dimensiuni mari ($11,8\ \mu m \times 10^6$) şi cu masă mai mare (13,8 ng).

Carenţa sau excesul de fosfor nu a modificat marcant acumularea amidonului şi a zaharozei din seminţe (Crafts-Brander, 1992).

Carenţa de bor măreşte sensibilitatea plantelor de soia la stresul hidric, probabil datorită acumulării fenilalaninei şi a tirozinei în frun-

ze şi a modificării integrităţii membranelor plasmatice (Tyankova ş.a., 1984).

Pe măsură ce procesul de depozitare a substanţelor de rezervă se încheie, are loc deshidratarea seminţelor şi trecerea plantei la faza de senescenţă.

Crafts-Brander (1992) apreciază că remobilizarea substanţelor din frunze şi transportul către structurile reproductive constituie un factor posibil de reglare a senescenţei frunzelor, dar observaţiile efectuate asupra fosforului din frunze au condus la concluzia că nu poate constitui un factor reglator.

Thomas şi Staddart (1980) consideră că senescenţa frunzelor de soia este controlată genetic, în acest proces având un rol important hormonii şi durata fotoperioadei. Narden (1980) presupune că există un factor de senescenţă care provine din seminţe, în timp ce Sinclair şi DeWitt (1980) au constatat că înlăturarea seminţelor şi a păstăilor nu controlează iniţierea senescenţei.

Trecerea la faza de senescenţă este indicată de descompunerea clorofilei şi a proteinelor din frunze (Guiamet ş.a., 1991). Dobrescu (1993) a scos în evidenţă faptul că în faza de senescenţă frunzele au un conţinut mai mic de clorofilă, intensitatea proceselor de fotosinteză, respiraţie şi transpiraţie este scăzută, iar permeabilitatea membranelor creşte.

Activitatea catalazei scade ca intensitate, activitatea ascorbinoxidazei nu a mai putut fi pusă în evidenţă, activitatea peroxidazelor rămâne la valori medii, în timp ce activitatea polifenoloxidazei a fost pusă în evidenţă numai în această fază.

În cazul seminţelor (Pfeiffer ş.a., 1992), acizii graşi nesaturaţi sunt biodegradaţi sub acţiunea catalitică a lipoxigenazei în hidroperoxizi lipidici, care la rândul lor sunt convertiţi în compuşi volatili ce conferă o aromă nespecifică. Îndepărtarea pe cale genetică a lipoxigenazei din seminţele de soia poate contribui la prelungirea perioadei de menţinere a calităţii acestora.

BIBLIOGRAFIE

Abrahamsen, M., Mayer, A.M. – Agron. J. 1967, 56, 423–424.

Appleby, R.S. ş.a. –Eur. J. Biochem. 1974, 48, 209–216.

Bennett, A.B. ş.a. – Plant. Physiol. 1984, 74, 434–436.

Bergersen, F.J. – Research Studies Press. Chichester. 1982.

Bernard, R.L. – Crop Sci. 1971, 11, 242–244.

Bernard, R.L., Singh, B.B. – Crop Sci. 1969, 9, 192–197.

Bewley, J.D., Black, M. – Physiology and Biochemistry of Seeds. Berlin, Heidelberg, New York, 1978.

Bils, R.F., Howell, R.W. – Crop Sci. 1963, 3, 304–308.

Bîlteanu, G. – Fitotehnie, vol. II, Bucureşti, 1993.

Blackman, S.A. – Plant. Physiol. 1992, 100, 225–230.

Blackman, S.A. ş.a. – Plant. Physiol. 1991, 96, 868–874.

Blanchet, R. ş.a. – Ann. Agron. 1977, 28, 261–275.

Board, J.E., Harville, B.G. – Crop Sci., 1998, 38, 763–761.

Bohnert, H.J. ş.a. – Plant. Cell., 1995, 7, 1099–1111.

Bond, G. – Ann. Bot. 1936, 50, 559–578.

Bond, G. – Ann. Bot. N.S. 1950, 15, 95–108.

Boremols, A. ş.a. – Information CETIOM. Paris, 1986.

Bouniols, A. ş.a. – Le soja. CETIOM. Paris, 1986, 38–52.

Bouniols, A. ş.a. – în Nutrition azotee de leguminouses. INRA. Paris, 1985.

Bourgeais-Chaillou, P. ş.a. – Can. J. Bot. 1992, 70, 1346–1354.

Brun, W.A., Betts, K.J. – Plant. Physiol. 1984, 75, 187–191.

Buis, R., Barthou, H. – Actes du 1-er Seminaire de l'Ecole de Biologie Theoretique du CNRS. 1981, 399–431.

Burkey, K.O., Wells, R. – Plant. Physiol. 1991, 97, 245–252.

Buttery, B.R. – Can. J. Plant. Sci. 1969, 49, 675–684.

Buzzell, R.I., Bernard, R.L. – Soybean Genet. Newsl. 1975, 2, 47–49.

Byrun, J.R. ş.a. – Theor. Appl. Genet. 1997, 94, 356–359.

Calmes, J. ş.a. – Le soja. CETIOM, Paris, 1986, 53–57.

Carpenter, A.C., Board, J.E. – Crop Sci. 1997, 37, 1520–1526.

Ching, T.M. – Life Sci. 1966, 18, 1071–1076.

Ching, T.M. ş.a. – Plant. Physiol. 1975, 55, 796–798.

Cho, M.J., Harper, J.E. – Plant. Physiol.1991, 95, 1106–1112.

Cho, M.J., Hasper, J.E. – Plant. Physiol. 1991, 96, 1277–1282.

Cianzio, S.R., Fehr, W.R. – Iowa State J. Res. 1980, 54, 367–375.

Cober, E.R. ş.a. – Crop Sci. 1996, 36, 606–610.

Cober, E.R. ş.a. – Crop Sci. 1997, 37, 424–427.

Collinson, S.T. ş.a. – Ann. Bot. 1993, 71, 389–394.

Crafts-Brander, S. J. ş.a. – Plant. Physiol. 1984, 75, 311–317.

Crafts-Brander, S. J. – Plant. Physiol. 1992, 98, 1128–1132.

Crafts-Brander, S.J. – Plant. Physiol. 1992, 98, 1133–1138.

Creelman, R.A., Mullet, J.E. – Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 1995, 92, 4114–4119.

Curtis, C.E. ş.a. – Crop Sci. 1969, 9, 323–327.

Dakova, F.D., Atkins, C.A. – Plant. Physiol. 1991, 96, 728–736.

Daussant, J., Neucere, N.J., Conkerton, E.J. – Plant. Physiol. 1969, 44, 480–489.

Davies, D.B., Runge, E.C. – Agron. J. 1969, 61, 518–521.

Day, D.A., Copeland, L. – Plant. Physiol. Biochem. 1991, 29, 185–201.

Decau, J. ş.a. – C.R.Acad. Sci. D, 1975, 281, 535–538.

Dencescu, Şt. ş.a. – Cultura soiei. Bucureşti, 1982.

Denison, R.F. – Plant. Physiol. 1992, 98, 901–907.

Diaz, P. ş.a. – Phytochemistry. 33, 961–968.

Diers, B.W. ş.a. – Theor. Appl. Genet. 1994, 89, 297–304.

Dijekoun, A., Planchon, C. – Agron. J. 1991, 83, 316–322.

Dobereiner, J. ş.a. – Pesq. Agropec. Brasil. 1970, 5, 155–161.

Dobrescu, A. – Lucrări ştiinţifice USAB. Seria A, vol. XXXV, 1992.

Dobrescu, A. – Lucrări ştiinţifice USAB. Seria A, vol. XXXVI, 1993.

Dornhoff, G.M., Shibles, R.M. – Crop Sci. 1970, 10, 42–45.

Earley, E.B. ş.a. – J. Amer. Soc. Agron. 1945, 37, 727–735.

Ecochard, R. – Le soja. CETIOM, Paris, 1986, 91–97.

Edge, O.T., Burris, J.S. – Ass. Offic. Seed Anal. Proc. 1970, 60, 158–166.

Egli, D.B. ş.a. – Agron. J. 1978, 70, 43–47.

Enciu, M. – Contribuţii la stabilirea tehnologiei de cultură a soiei în Dobrogea. Teză de doctorat, Institutul Agronomic Bucureşti, 1974.

Feodorova, E.F. ş.a. – Fiziol. Rast. 1992, 39, 224–230.

Foote, B.D., Howell, R.W. – Plant. Physiol. 1964, 39, 610–613.

Fortin, M.G. ş.a. – Nucleic Acids Res. 1987, 15, 813–824.

Gass, T. – Tolerance of soybean to low temperature stress durin flowering. Dissertation Swiss Federal Institute of Technology, 1994, nr. 10771.

Gass, T ş.a. – Eur. J. Agron. 1996, 5, 71–88.

Gibson, L.R., Mullen, R.E. – Crop Sci. 1996, 36, 36–98.

Gibson, L.R., Mullen, R.E. – Crop Sci. 1996, 36, 98–1054.

Gidrol, X. ş.a. – Eur. J. Biochem. 1994, 224, 21–28.

Gojon, A. ş.a. – Plant. Physiol. 1991, 96, 398–405.

Gonzales, E.M. ş.a. – J. Exp. Bot. 1995, 46, 1115–1123.

Grabski, S. ş.a. – Plant. Cell. 1993, 5, 25–38.

Grimes, H.D. ş.a. – Plant. Cell. 1992, 4, 1561–1574.

Guiamet, J.J. ş.a. – Rev. Bras. Bot. 1991, 14, 15–20.

Guo, C.,Oosterhuis, D.M. – J. Exp. Bot. 1995, 46, 249–253.

Halverson, L.J., Stacey, G. – Plant. Physiol. 1984, 74, 84–89.

Hartung, R.C. ş.a. – Crop. Sci. 1981, 21, 51–56.

Hartwig, E.E. ş.a. – Crop Sci. 1997, 37, 770–773.

Hălmăjan, H. – Influenţa unor factori fitotehnici asupra fixării simbiotice la soia. Teză de doctorat. USAMV. Bucureşti, 1996.

Heatherly, L.G. – Crop Sci. 1993, 33, 777–781.

Hera, C. ş.a. – Asigurarea azotului necesar culturilor agricole. Bucureşti, 1984.

Heytler, P.G., Hardy, R.W.F. – Plant. Physiol. 1984, 75, 304–310.

Highkin, H.R., Lang, A. – Planta. 1966, 68, 94–98.

Hirshfield, K.M. ş.a. – Plant. Physiol. Biochem. 1993, 31, 395–400.

Hodges, T., French, V. – Agron. J. 1985, 77, 500–505.

Hsu, F.C. ş.a. – Plant. Physiol. 1984, 75, 181–186.

Huangpu, J. ş.a. – Biochem. Biophys. Res. Commun. 1996, 278, 1–6.

Huber, S.C. ş.a. – Plant. Biol. 1986, 1, 355–367.

Huxley, P.A. ş.a. – Ann. Appl. Biol. 1976, 82, 117–133.

Ignatoiev, B., Palenko, V. – Analele Româno-Sovietice, seria Agrobiologie. 1959, 8.

Johnson, H.W. ş.a. – Bot. Gaz. 1960, 122, 77–95.

Jones, F.R., Tisclale, W.B. – J. Agr. Res. 1921, 22, 17–31.

Jones, G.D., Lutz, J.A. – Agron. J. 1971, 63, 931–934.

Jones, M.M. ş.a. – în Physiology and biochemistry of drought resistance in plants. Peleg şi Aspinall edit. New York, 1981.

Kimon, A. ş.a. – Agronomie, 1993, 13, 845–852.

Klauer, S.F. ş.a. – Plant. Physiol. 1991, 97, 1306–1316.

Klisurska, D.Y. ş.a. – Mineral Nutrition of Plants. Sofia, 1984, vol. III, 43–46.

Kouchi, H. ş.a. – J. Plant. Physiol. 1990, 135, 608–617.

Kpodar, P.M. ş.a. – Agronomie. 1992, 12, 265–275.

Krul, W.R. – Plant. Physiol. 1974, 54, 36–40.

Kuduk, C. – Zesz. Nauk. Akad. Pol. 1990, 199, 53–61.

Kumura, A., Naniwa, J. – Crop. Sci. Soc. Japan Proc. 1965, 33, 467–472.

Kurisaki, A. ş.a. – Phytochemistry. 1997, 44, 45–50.

Kuznetsov, V. ş.a. – Plant. Physiol. Biochem. 1993, 31, 181–188.

Latche, J.C. ş.a. – Le soja. CETIOM, Paris, 47–52.

Lauchli, A., Bieleski, R.L. – Encyclop. Plant. Physiol., vol. 15 A, Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo, 1983.

Lawn, R.J., Byth, D.E. – Aust. J. Res. 1973, 24, 67–80.

Leffel, R.C. ş.a. – Crop Sci. 1992, 32, 747–750.

Leruge, P. – Nature. 1990, 344, 781–784.

Lin Chu-Yung ş.a. – Plant. Physiol. 1984, 74, 152–160.

Loer, D.S., Herman, E.M. – Plant. Physiol. 1993, 101, 993–998.

Lugg, D.G., Simclair, T.R. – Crop Sci. 1979, 19, 407–409.

Luhrs,W., Friedt, W. – Crop Sci. 1997, 37, 1641–1649.

Maeda, K. – Crop Sci. Soc. Japan Proc., 1960, 29, 158–160.

Martens, C. – Le soja. CETIOM, Paris, 1986, 33–37.

Malik, N.S.A. ş.a. – Plant. Physiol. 1984, 75, 90–94.

Marek, L.F., Sewart, C.R. – Plant. Physiol. 1992, 98, 694–699.

Markhart, A.H. – Plant. Physiol. 1984, 74, 81–83.

Marty, J.R. ş.a. – Le soja. CETIOM, Paris, 1978, 143–145.

McBlain, B.A., Bernard, R.L. – J. Hered. 1987, 78, 160–162.

McNeil, D.L., La Rue, T.A. – Plant. Physiol. 1984, 74, 227–232.

Melzer, E., OLeary, M.H. – Planta, 1991, 185, 368–371.

Miller, J.E. ş.a. – Crop Sci. 1998, 38, 112–128.

Mingeau, M. – Information techniques CETIOM. 1974, 47, 1–14.

Mitchell, R. L., Rusell, W.L. – Agron. J. 1971, 63, 313–316.

Monma, M. ş.a. – Biosc. Biotechnol. Biochem. 1992, 56, 1036–1040.

Mulchi, C.L. ş.a. – în Photosynthesis and Photorespiration. Hatc, Osmond şi Slatyer edit. New York, 1971, 35–50.

Nadler, K.D., Avissar, N. – Plant. Physiol. 1977, 60, 433–436.

Nagasawa, J. ş.a. – Tokyo Nogyo Daigaku Nogaku Shuho. 1991, 36, 130–136.

Narvel, J.M. ş.a. – Crop Sci. 1998, 38, 926–928.

Narvel, J.M. ş.a. – Crop Sci. 1998, 38, 926–932.

Nelson, D.R. ş.a. – Plant. Physiol. 1984, 74, 128–133.

Nemecek–Marshall, M. ş.a. – Plant. Physiol. 1995, 108, 1359–1368.

Nooden, L.D. – în Science in plants. Thimann edit. Boca Raton, 1980.

Obendorf, R.L. ş.a. – Crop Sci. 1998, 38, 78–84.

Ohyama, T., Kumazawa, K. – Mineral Nutrition of Plants. Sofia, 1979, 267–286.

Owens, L.D. ş.a. – J. Chem. Soc. Chem. Commun. 1972, 714.

Paek, N.C. ş.a. – Crop Sci. 1997, 37, 498–503.

Pankhurst, C.E., Sprent, J.I. – J. Exp. Bot. 1995, 26, 287–304.

Parsons, R. şi Day, D.A. – Plant. Cell Environ. 1990, 13, 501–512.

Pate, J.S. ş.a. – Australian Acad. Sci. Canbera, 1981, 105–116.

Pavlova, S. – Mineral Nutrition of Plants. Sofia, 1984, vol. IV, 123–126.

Pazur, P.I. ş.a. – Arch. Biochem. Biophys. 1962, 99, 78–85.

Pikaard, C.S., Cherry, J.H. – Plant. Physiol. 1984, 75, 176–180.

Pfeiffer, T.W. ş.a. – Crop Sci. 1992, 32, 357–362.

Piper, C.V., Morse, W.J. – The Soybean. New York, 1923.

Planchon, C. ş.a. – Le soja. CETIOM, Paris, 1986, 79–87.

Prabakaran, J., Sivasubramanian, K. – Indian Agron. 1991, 36, 617–618.

Premaratne, K.P., Oertli, Y.J. – Fertil. Res. 1994, 38, 95–99.

Privett, O.S. ş.a. – J. Amer. Oil Chem. 1973, 50, 516–520.

Puech, P. ş.a. – Le soja. CETIOM, Paris, 1974, 58–72.

Puppo, A. ş.a. – Plant. Physiol. 1991, 96, 826–830.

Quebendeau, B., Cholet, R. – Plant. Physiol. 1975, 55, 745–748.

Qui, J. ş.a. – Plant. Phisiol. 1992, 98, 316–323.

Quiong, L.J. – FEBS Lett. 1991, 239, 188–190.

Raafat, K. ş.a. – Mineral Nutrition of Plants. Sofia, 1979, 297–312.

Ragland M. şi *Theil, E.C.* – Plant. Mol. Biol. Int. J. Mol. Biol. Biochem. Genet. Eng. 1993, 21, 555–560.

Rahman, S.M. ş.a. – Crop Sci. 1998, 38, 702–706.

Rainbird, R.M. ş.a. – Plant. Physiol. 1984, 74, 329–334.

Rainbird, R.M. ş.a. – Plant. Physiol. 1984, 75, 49–53.

Rapper, C.D., Barber, S.A. – Agron. J. 1970, 62, 581–584.

Rebetzke, G.J. ş.a. – Crop Sci. 1997, 37, 1636–1640.

Rebetzke, G.J. ş.a. – Crop Sci. 1998, 38, 297–302.

Relic, B. – Molec. Plant. Microbe Interact. 1993, 6, 764–774.

Robertson, J.G. ş.a. – Aust. J. Plant. Physiol. 1975, 2, 265–272.

Roehm, J.N., Privett, O.S. – Lipids. 1970, 5, 353–358.

Rufty, T.W. ş.a. – Ann Meeting Am.Soc. Plant. Physiol. Davies, 1984.

Sa, T.M., Israel, D.W. – Plant. Physiol.1990, 97, 928–935.

Sa, T.M., Israel, D.W. – Crop Sci. 1995, 35, 814–820.

Safir, G.R. ş.a. – Plant. Physiol. 1972, 49, 700–703.

Sambo, E.Y. ş.a. – Aust. J. Plant. Physiol. 1977, 4, 713–721.

Sampaio, I.B., Dobereiner, J. – Pesq. Agropec. Brasil. 1968, 3, 225–262.

Salter, P.J., Darby, R.J. – Ann. Appl. Biol. 1976, 84, 415–424.

Sarraj, R., Sinclair, T.R. – Crop Sci. 1996, 36, 961–968.

Sebaneck, J. – Plant. Physiology. Amsterdam, Oxford, New York, Tokyo, 1992.

Secor, J., Schrader, L.E. – Plant. Physiol. 1984, 74, 26–31.

Seddigh, M., Joliff, G.D. – Crop Sci. 1984, 76, 824–828.

Semihnenko, P. – Agrobiologia. 1960, 27, 34–45.

Sexton, P.J. ş.a. – Crop Sci. 1997, 37, 1801–1806.

Sexton, P.J. ş.a. – Crop Sci. 1998, 38, 975–982.

Sexton, P.J. ş.a. – Crop. Sci. 1998, 38, 983–986.

Shaw, V.K., Brill, W.J. – Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1977, 74, 3249–3253.

Shibles, R.M., Weber, C.R. – Crop Sci. 1966, 6, 55–59.

Silva, M. ş.a. – Crop Sci. 1996, 36, 611–616.

Simon, E.W. – în Low Temperature Stress in Crop Plant. Graham şi Raison edit. Londra, New York, 1979, 37–45.

Sinclair, T.R., DeWit, C.T. – Science. 1975, 189, 565–567.

Singleton, P.W., Bohlool, B.B. – Plant. Physiol. 1984, 74, 72–76.

Sironval, C. – Nature. 1958, 181, 1272–1273.

Smith, G. ş.a. – Environ. Pollut. 1991, 63, 79–93.

Souza, P.I. ş.a. – Agron. J. 1997, 89, 807–812.

Sprent, J.I. – Plant. soil. 1971, Volum special, 225–228.

Sprent, J.I. – New Phytol. 1972, 71, 443–450.

Staswick, P.E. – Ann. Rev. Plant. Physiol. Plant. Mol. Biol. 1994, 45, 303–322.

Stewart, R.R., Bewley, J.D. – Plant. Physiol. 1980, 65, 245–248.

Stoyanov, D. ş.a. – Minerals Nutrition of Plants. Sofia, 1979, vol. II, 167–170.

Streeter, J.J. – Plant. Sci. 1988, 7, 1–23.

Sueges, G. – Acad. Sci. C.R. 1949, 229, 1183–1185.

Sunarpi, J., Anderson, J.W. – Plant. Physiol. 1997, 114, 687–693.

Taine, R. ş.a. – Aust. J. Biol. Sci. 1959, 12, 349–372.

Takahashi, R., Asanuma, S. – Crop Sci. 1996, 36, 559–562.

Tazakawa, Y., Hirokawa, T. – J. Biochem. Tokyo, 1956, 43, 785.

Thi Manh, C. – Agronomie. 1993, 13, 537–544.

Thomas, N., Staddart, J.F. – Ann. Rev. Plant. Physiol. 1980, 31, 83–111.

Todd, J.J., Vodkin, L.O. – Plant. Cell. 1996, 8, 687–699.

Trawatha, S.E. ş.a. – Crop Sci. 1995, 35, 1415–1422.

Tyankova, L., Ivanov, P. – Mineral Nutrition of Plants. Sofia, 1979, vol. II, 240–244.

Tyankova, L. ş.a. – Mineral Nutrition of Plants. Sofia, 1984, vol. III, 151–154.

Van Schank, P.H., Probst, A.H. – Agron. J. 1958, 50, 192–197.

Vasconcelos, L.M. ş.a. – Arch. Biochem. Biophys. 1994, 312, 357–366.

Verma, D.S.P. – Plant. Cell, 1992, 4, 373–382.

Vertucci, C.W., Leopold, A.C. – Plant. Physiol. 1984, 75, 114–117.

Vidal, A., Astruc, C. – Le soja. CETIOM, Paris, 1986, 17–23.

Walker, J.B. ş.a. – Crop Sci. 1998, 38, 352–355.

Wang, C.S. ş.a. – Plant. Physiol. 1994, 105, 739–748.

Weaver, C.D. ş.a. – Plant. Physiol. 1991, 95, 222–227.

Weaver, C.D. ş.a. – J. Biol. Chem. 1994, 269, 17858–17862.

Weber, C.R. – Agron. J. 1966, 58, 46–49.

Wilkox, J.R. ş.a. – Crop Sci. 1994, 34, 1248–1250.

Williams W. – Soybean and soibean products. New York, 1950.

Witty, J.F. ş.a. – Plant. Cell Biol. 1986, 38, 275–315.

Witty, J.F. ş.a. – J. Exp. Bot. 1987, 38, 1129–1140.

Woodward, R.G. – Photosynthetica, 1976, 10, 274–279.

Woodward, R.G., Rawson, H.M. – Aust. J. Plant. Physiol.1976, 3, 257–267.

Zampini, C.B. ş.a. – Ann. Meeting Am.Soc. Plant. Physiologist. Davies. 1984.

Zelitch, I. – Photosynthesis Photorespiration and Plant. Productivity. New York , Londra, 1971.

Zheng, Y. ş.a. – Ann. Bot. 1992, 69, 377–383.

Xiong, K., Fuhrmann, J.J. – Crop Sci. 1996, 36, 1267–1271.

Yamamoto, Y. ş.a. – Ann. Meeting Am. Soc. Plant. Physiologist. Davies, 1984.

Yentur, S., Leopold, A.C. – Plant. Physiol. 1976, 57, 274.

Capitolul 8
RICINUS COMMUNIS L. (RICINUL)

Originar din regiunile cu climat tropical şi subtropical şi cultivat în condiţiile climatului temperat, ricinul se comportă ca o plantă anuală. Este cultivat pentru conţinutul ridicat de lipide (54,6–64,0 g/100 g subst. uscată) şi proteine (18,0 g/ 100 g subst. uscată).

8.1. Fiziologia germinării seminţelor

Seminţele de ricin sunt de tip albuminat, au forme diferite (ovală, elipsoidală etc.), lungimea de 8–24 mm, lăţimea de 4–12 mm şi grosimea de 4–8 mm (Zanoschi şi Toma, 1985).

Sămânţa este acoperită cu un înveliş tare şi lucios, având culoarea brună-roşcată. La interior se află endospermul secundar, în care sunt depozitate lipidele şi proteinele de rezervă. Embrionul este alcătuit din radiculă, gemulă şi 2 cotiledoane (Bewley şi Black, 1978).

Temperatura minimă pentru germinarea seminţelor de ricin este de 10 °C (Maskina, 1980), iar la 23 °C răsărirea are loc în 3 zile.

Yamada (1955) a constatat că pe parcursul procesului de germinare, conţinutul în lipide şi acizi graşi din endospermul secundar scade. În contrast, în primele 4 zile de germinare a seminţelor de ricin s-a constatat creşterea conţinutului de glucide solubile din endospermul secundar, pentru ca ulterior acesta să scadă. Nu s-a evidenţiat însă creşterea conţinutului acestor substanţe în hipocotil (*Fig. 8.1.*). Bewley şi Black (1978) au considerat că această creştere a conţinutului în glucide se datoreşte convertirii lipidelor în glucide, în procesul de gluconeogeneză. Acest proces se desfăşoară în glioxizomii, mitocondriile şi citoplasma celulelor endospermului, după care sunt translocate spre embrion. Mobilizarea lipidelor de rezervă a fost observată după 3 zile de imbibiţie, iar sfârşitul procesului de biodegra-

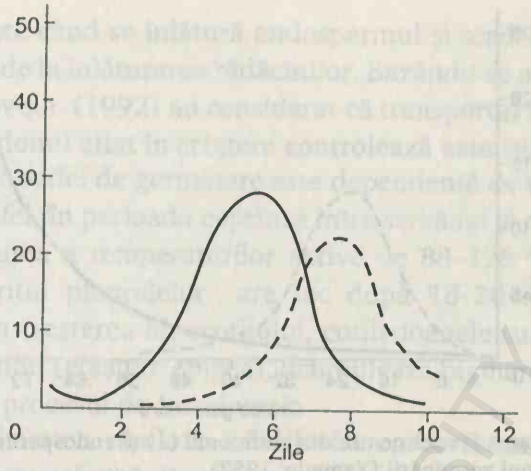

Fig. 8.1. Modificarea conţinutului în glucide nereducătoare din endospermul (1) şi hipocotilul (2) seminţelor de ricin, în faza de germinare (Yamada, 1957)

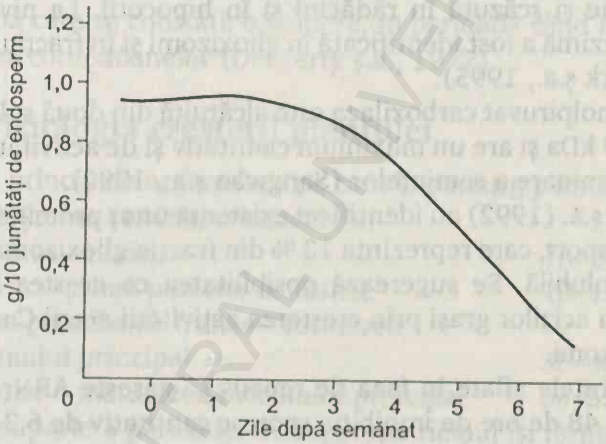

Fig. 8.2. Dinamica conţinutului în lipide, în timpul germinării seminţelor de ricin (Muto şi Beavers, 1974)

dare a acestor substanţe a fost determinat după 7 zile (*Fig. 8.2.*). După această perioadă endospermul se lichefiază, iar substanţele simple sunt transportate spre embrion.

În timpul germinării seminţelor, Yamada (1954) a constatat modificarea activităţii lipazei neutre din endospermul şi embrionul seminţelor (*Fig. 8.3.*). Lipaza acidă asociată cu sferozomii este capabilă să hidrolizeze mono-, di- şi trigliceridele, în timp ce lipaza alcalină este specifică doar pentru monogliceride. Epoxid hidrolaza acizilor graşi are activitate maximă în celulele endospermului, mai mică în

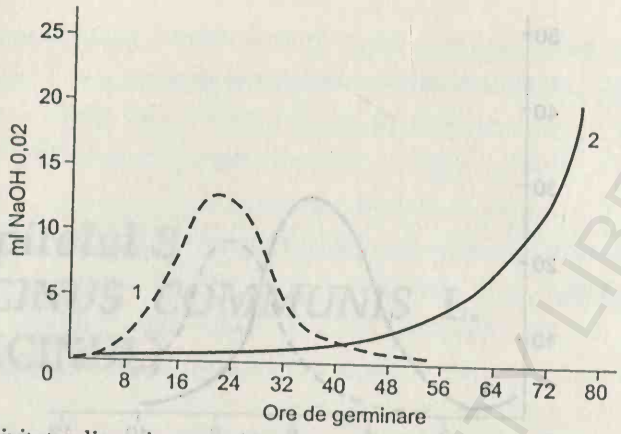

Fig. 8.3. Activitatea lipazei neutre din embrionul (1) şi endospermul (2) seminţelor de ricin, în timpul germinării (Yamada, 1957)

cotiledoane şi scăzută în rădăcini şi în hipocotil. La nivel celular, această enzimă a fost identificată în glioxizomi şi în fracţiunile din citosol (Stark ş.a., 1995).

Fosfoenolpiruvat carboxilaza este alcătuită din două subunităţi de 103 şi 108 kDa şi are un maximum cantitativ şi de activitate în ziua a 3-a de germinare a seminţelor (Sangwan ş.a., 1992).

Tsuhoi ş.a. (1992) au identificat existenţa unor proteine nespecifice de transport, care reprezintă 13 % din fracţia glioxizomală şi 87 % din cea solubilă. Se sugerează posibilitatea ca acestea să regleze β-oxidarea acizilor graşi prin creşterea activităţii acetil CoA oxidazei din glioxizomi.

În seminţele aflate în faza de repaus se găseşte ARNr şi ARNm, care după 48 de ore de imbibiţie sporesc cantitativ de 6,3 ori, ca urmare a biosintezei " de novo" (Marre, 1967).

Intensitatea procesului de respiraţie sporeşte pe parcursul procesului de germinare a seminţelor, iar faza a 2-a a acestui proces (de anaerobioză) lipseşte (Bewley şi Black, 1978).

Procesul de creştere a embrionului este influenţat de prezenţa hormonilor de creştere şi de aprovizionare a acestuia cu compuşii organici necesari pentru creştere. În această perioadă ritmul de transport al substanţelor de la cotiledoane spre floem este intens (Mescheryakov ş.a., 1992). În zona de creştere a hipocotilului, presiunea de turgescenţă ajunge la –0,37 MPa în celulele corticale externe şi la –1,04 MPa în cele interne. Gradientul de turgescenţă este deci de –0,7 MPa (7 bari), pe distanţa de 470 μm. Valoarea acestui

gradient creşte când se înlătură endospermul şi scade la –0,3 MPa, după 1,5 ore de la înlăturarea rădăcinilor. Bazându-se pe aceste date, Mescheryacov ş.a. (1992) au considerat că transportul sevei elaborate către embrionul aflat în creştere controlează extensia celulară.

Durata perioadei de germinare este dependentă de valoarea temperaturii. Astfel, în perioada cuprinsă între semănat şi răsărit se acumulează o sumă a temperaturilor active de 88–128 °C (Bîrnaure, 1993). Răsăritul plantulelor are loc după 18–20 de zile de la semănat. Prin creşterea hipocotilului, cotiledoanele sunt împinse la suprafaţa solului (creştere epigee), acumulează pigmenţi clorofilieni şi este iniţiat procesul de fotosinteză.

Iniţial activitatea ribulozo-1,5-difosfat carboxilazei/oxidază din cotiledoane este scăzută. Pe măsură ce se acumulează clorofila, are loc intensificarea activităţii acestei enzime, realizarea unui maximum, după care se constată o scădere, în perioada când are loc biodegradarea cotiledoanelor (Dockerty ş.a., 1977).

8.2. Fiziologia creşterii plantulei

Durata principalelor fenofaze pe care le parcurg plantele de ricin sunt, după Ştefan (1996), următoarele:

1. Semănat – răsărit 18–20 zile;
2. Răsărit – prima pereche de frunze 10–12 zile;
3. Prima pereche de frunze – formarea racemului principal 30–40 zile;
4. Înflorire – maturarea racemului principal 54–55 zile.

În prima parte a perioadei de vegetaţie ricinul îşi formează sistemul radicular, iar perioada de creştere intensă este cuprinsă între răsărit şi înfloritul racemului principal, perioadă ce durează 40–52 zile.

Rădăcina principală se formează din radicula embrionului, este o rădăcină pivotantă, care pătrunde până la adâncimea de 2–4 m. Pe această rădăcină se formează 3–7 rădăcini de ordinul I, care posedă numeroase ramificaţii.

Mărimea sistemului radicular variază în funcţie de structura solului, conţinutul acestuia în apă şi substanţe minerale.

Substanţa uscată acumulată în rădăcini reprezintă 9–10 % din substanţa uscată totală a plantei (Fazecaş, 1971).

Otani şi Ac (1996) au constatat existenţa unei corelaţii pozitive între conţinutul solului în fosfor accesibil, lungimea rădăcinilor de ricin şi producţia obţinută.

Seceta determină sinteza acidului abscisic în rădăcini, concentraţia acestei substanţe crescând de 5 ori după expunerea plantulelor timp de 24 de ore la condiţii de stres (Jokhan ş.a., 1996).

Penke ş.a. (1996) au constatat că salinitatea stimulează procesul de reducere a nitraţilor în rădăcinile plantelor de ricin, iar amoniul rezultat este asimilat aproape în totalitate la acest nivel.

Tulpina ricinului are înălţimea de 1,5–2,5 m, este erectă, glabră, articulată şi ramificată. Planta are 5–18 internoduri şi un grad de ramificare care variază în funcţie de soi şi de condiţiile agropedoclimatice.

Inflorescenţa principală se formează apical, iar din nodurile de sub aceasta se formează 2–3 ramificaţii, care cresc sub un unghi de 45°. După ce formează 4–7 internoduri, în zona apicală a acestuia iau naştere înflorescenţe.

În tulpină se acumulează 40–41 % din substanţa uscată totală a plantei (Bîrnaure, 1993).

În seva brută s-a determinat o variaţie a raportului molar C:N între 1,2 şi 2,8 (Jeschke şi Pate, 1992).

Exudatul floemic din hipocotil conţine subunităţi ale ribulozo-1,5-difosfat carboxilazei/oxidază, ubichitin şi chaperon. Nieden (1995) apreciază că ultimii doi componenţi sunt necesari pentru menţinerea funcţiilor floemului şi, probabil, în translocarea prin plasmodesme a proteinelor din celulele-anexă în vasele liberiene.

În timpul creşterii plantulelor de ricin se acumulează cantităţi mari de magneziu (150 μmol/g subst. proaspătă) în cotiledon, de unde este retranslocat în hipocotil şi rădăcini. După 6–7 zile de la răsărit plantulele de ricin au nevoie pentru organele aeriene de 600 nmol/oră/plantulă, în timp ce translocarea prin floem este de 200 nmol/oră/plantulă.

Frunzele sunt dispuse pe tulpină altern şi sunt palmat lobate, având 5–11 lobi. Suprafaţa lor este lucioasă, iar peţiolul este lung, având de la 15 până la 45 de centimetri. Culoarea frunzelor este roşcată sau argintie.

Suprafaţa foliară a plantelor de ricin variază cu fenofaza, distanţa de semănat, regimul de fertilizare, irigare etc. Astfel, la apariţia frunzei a 3-a suprafaţa foliară totală este de 159,5 cm^2, la formarea capsulelor în inflorescenţa primară se realizează suprafaţa maximă

(2 822,0 cm^2), pentru ca în continuare aceasta să scadă datorită abscisiei frunzelor de la baza plantei (Fazecaş, 1971). Suprafaţa foliară totală a plantelor de pe un hectar cultivat cu ricin variază între 25 000 şi 28 000 m^2 (Bîrnaure, 1993).

Jeschke şi Pate (1992) au determinat la frunza a doua eficienţa apei. Rezultatele obţinute au evidenţiat că eficienţa apei a crescut de 3 ori, culminând cu un maxim de 1,5 mmol CO_2/ mol H_2O, care este urmat de un declin la 0,5 mmol CO_2/ mol H_2O, în faza de senescenţă.

Lezarea celulelor din frunzele de ricin induce activitatea fosfolipazei D şi hidroliza fosfolipidelor membranale. Transportul acestei enzime din citosol la membrane este mediat de creşterea concentraţiei calciului citoplasmatic (Ryu şi Wang, 1996).

Senescenţa frunzelor de ricin este însoţită de scăderea cantităţii de proteine, clorofilă şi fosfolipide membranale. Ryu şi Wang (1995) au constatat existenţa unui mecanism complex care reglează activitatea de biodegradare a membranelor plasmatice de către fosfolipaza D, în timpul instalării senescenţei. Acest mecanism include creşterea cantităţii de fosfolipază D asociată cu membranele, manifestarea expresiei diferitelor izoforme ale acestei enzime şi modificarea conţinutului în ARNm.

Transportul asimilatelor de la celulele mezofilului foliar la vasele liberiene se realizează pe cale apoplasmică sau simplasmică. Komor ş.a. (1996) menţionează că aproximativ 50 % din zaharoză se transportă pe cale apoplasmică şi 50 % pe cale simplasmică. Aprecierea căilor pe care se face transportul asimilatelor se apreciază în funcţie de numărul de plasmodesme dintre celule; un număr mare de plasmodesme indicând existenţa unui transport pe cale simplasmică. Bell şi Kempes (1991) au constatat că frecvenţa plasmodesmelor la nivelul diferitelor tipuri de celule din frunzele de ricin variază în raportul: 8: 1: 2: 30. Respectiv, pentru 8 plasmodesme existente între vasele liberiene şi celulele-anexă corespunde o plasmodesmă între vasele liberiene şi parenchimul liberian, 2 plasmodesme între celulele-anexă şi parenchimul liberian şi 30 plasmodesme între celulele parenchimului liberian. Rezultă că transportul substanţelor între celulele parenchimului liberian se face pe cale simplasmică, iar între parenchimul liberian şi vasele liberiene sau celulele-anexă se face pe cale apoplasmică.

Acumularea în vasele liberiene a zaharozei şi a aminoacizilor în cantitate mai mare comparativ cu cea din celulele mezofilului foliar scoate în evidenţă faptul că la un anumit nivel al structurii foliare are

loc un transport activ. Williams ş.a. (1996) au ajuns la concluzia că transportul zaharozei se realizează cu ajutorul unui transportor proteic H^+ – zaharoză simport, iar transportul aminoacizilor cu participarea unor transportori H^+–aminoacid simport, diferiţi pentru aminoacizii neutri şi pentru cei bazici. Veston ş.a. (1995) presupun că lizina şi arginina sunt transportate cu ajutorul potenţialului bioelectric negativ din celule, iar glutamina, izoleucina, acidul glutamic şi aspartic sunt transportaţi prin membrana plasmatică a celulelor simport cu protonii.

Raportul C : N din seva elaborată variază între 10 şi 40 în timpul creşterii frunzelor, se menţine la 40–50 la maturitate şi scade la 20 în faza de senescenţă (Jeschke şi Pate, 1992). Nitraţii reprezintă mai puţin de 1 % din azotul total existent în floem.

Exudatul liberian din hipocotilul plantulelor de ricin conţine 0,2–0,5 mmol/m^3 acid abscisic, care serveşte ca semnal al stresului hidric pentru tulpini şi frunze.

8.3. Fiziologia dezvoltării la ricin

Florile sunt unisexuate grupate în raceme mixte, care au poziţie terminală. În funcţie de soi, condiţii climatice, densitatea culturii etc. pe o plantă se pot forma până la 12 inflorescenţe, în fiecare dintre ele aflându-se 35–500 flori. Florile mascule se găsesc la baza inflorescenţelor şi sunt alcătuite din 3–5 tepale unite la bază, de culoare verde, roz, roşie etc. şi din numeroase stamine. Florile femele se găsesc în vârful inflorescenţelor şi sunt alcătuite din 3–5 tepale asemănătoare cu cele de la florile mascule şi un pistil care are un ovar tricarpelar sincarp, un stil scurt şi trei stigmate bifidate. În fiecare lojă a ovarului se găseşte câte un ovul (Zanoschi şi Toma, 1985).

Înflorirea plantelor de ricin are loc din lunile iulie-august şi până în octombrie. Durata de înflorire a florilor mascule este de 25–35 de zile, iar a celor femele de 17–21 zile.

Polenizarea florilor se face cu ajutorul vântului sau a insectelor, dar în unele cazuri poate avea loc şi autopolenizarea.

Durata perioadei de la înflorire şi până la maturarea racemului principal este de 54–55 zile.

Fructele sunt capsule triloculare, cu lungimea de 1,0–3,5 cm, care au suprafaţa spinoasă sau glabră. La interiorul fructelor se află 3 seminţe, în care se acumulează substanţe de rezervă.

Tabelul 1. **Dinamica acumulării substanţelor de rezervă în seminţele de ricin** (*după Cavin, 1963*)

Zile după polenizare	Greut. proaspătă, mg/sămânţă	Subst. uscată, mg/sămânţă	Apă, %	Lipide, mg/sămânţă
6–9	201	21	89,5	0,4
9–15	349,3	43,8	87,5	0,9
18–21	361,5	63,5	87,5	5,5
24–27	358,6	91,2	74,6	19,5
30–33	345,3	148,2	57,0	57,5
36–39	376,1	216,8	42,5	101,7
42–45	360,0	252,5	30,0	132,1
48–51	338,4	247,3	27,0	153,2
54–57	330,2	278,8	15,5	153,2
60	317,5	282,0	11,0	154,0

Seminţele acumulează în primele 20–25 zile de la polenizare cantităţi mici de lipide (Cavin, 1963), pentru ca în următoarele 20 de zile să se acumuleze circa 90 % din cantitatea totală a acestora. Smith ş.a. (1992) au constatat că sinteza acizilor graşi a fost mai intensă când a fost utilizat ca precursor malatul (155 nm acetil CoA echiv./ mg prot./ oră), în timp ce piruvatul şi acetatul au avut o utilizare mai mică de 4,5 şi, respectiv, 120 ori.

Fosfoenolpiruvat carboxilaza are activitate maximă în timpul formării endospermului (2,67 μmol oxalacetat/minut/g), care corespunde cu acumularea maximă a uleiului (Sangwan ş.a., 1992). Această activitate este de aproximativ 20 de ori mai mare comparativ cu cea determinată la maturitate.

Determinările efectuate în dinamică de Cavin (1963) au precizat că după 60 de zile de la polenizare greutatea medie a seminţelor a ajuns la 317,5 mg, din care apa reprezintă 11,0 %, iar lipidele 54,6 % (*Tabelul 1*).

Lipidele de rezervă sunt depozitate în sferozomi sub formă de trigliceride ca ricinoleat şi venoleat (Stahl ş.a., 1995). Acestea conţin în proporţie de 90 % acid ricinoleic (Richard ş.a., 1993). Principalul substrat pentru sinteza trigliceridelor este diricinoleil diacilglicerolul şi un rol important îl are enzima diacilgliceraltransferaza (Vogel şi Browse, 1996).

Tabelul 2. **Dinamica acumulării acizilor graşi în seminţele de ricin (mg/100 g seminţe (*după Cavin, 1963*)**

Zile după polenizare	Acizii graşi				
	Palmitic	Oleic	Linoleic	Linolenic	Ricinoleic
6–9	17	3	1,8	1,3	0
9–15	22	22	27	2,5	16
18–21	41	63	86	14,0	1352
30–33	98	176	397	0	4945
36–39	122	276	590	0	9173
42–45	132	285	726	0	11902
48–51	119	462	760	0	11992
54–57	138	490	674	0	14178
60	154	538	708	0	13983

Analiza conţinutului în acizi graşi efectuată de Cavin (1963) a stabilit că seminţele de ricin conţin de 19,7 ori mai puţin acid linoleic şi de 26,0 ori mai puţin acid oleic comparativ cu acidul ricinoleic (*Tabelul 2*).

Acidul oleic reprezintă precursorul celor mai mulţi acizi graşi nesaturaţi, inclusiv al acidului ricinoleic.

Proteinele de rezervă se sintetizează în reticulul endoplasmatic rugos şi se depozitează în vezicule. Enzimele vacuolare au ca precursori proteici globulinele 11S, care sunt transportate de vezicule transportoare şi sunt prelucrate la formele mature ale enzimelor (Hairawa ş.a., 1993). Pe parcursul procesului de maturare a seminţelor creşte activitatea sintetazelor din endosperm, realizează un maximum în etapele tardive de maturare şi descreşte, realizând un minim în timpul procesului de germinare.

Pe parcursul maturării seminţelor au loc numeroase modificări fiziologo-biochimice. Winchombe şi Bewlei (1992) au constatat că în etapele târzii de maturare a seminţelor are loc diminuarea ARN-ului total cu 70 %. Cea mai evidentă scădere se constată în cazul ARN-ului ribozomal, scădere ce este corelată cu biodegradarea poliribozomilor. Are loc, de asemenea, şi intensificarea activităţii ribonucleazei.

Producţia de seminţe şi calitatea acestora este influenţată în mod deosebit de condiţiile agropedoclimatice. Fiind o plantă originară din

zona tropicală şi subtropicală, ricinul are cerinţe mari faţă de temperatură. Astfel, suma temperaturilor din perioada de vegetaţie (aprilie –octombrie) este de aproximativ 1 704 °C, temperatură necesară pentru a asigura maturarea racemului principal.

Consumul de îngrăşăminte este dependent de producţia realizată. Pentru fiecare 100 kg seminţe se consumă 7,1 kg azot, 1,7 kg P_2O_5 şi 5,9 kg K_2O (Bîlteanu, 1993). Îngrăşămintele cu azot şi fosfor se aplică toamna, deoarece aplicarea azotului pe parcursul vegetaţiei întârzie maturarea seminţelor şi stimulează creşterea vegetativă.

Fazecaş (1971) a constatat că cea mai mare cantitate de azot şi fosfor (77,07 şi, respectiv, 77,38 %) se acumulează în seminţe, iar potasiul (62,67 %) se acumulează în tulpini.

Stresul hidric care se produce în timpul maturării seminţelor de ricin induce sinteza unor polipeptide specifice, dehidrine (Han şi Kesmode, 1996). Acestea se acumulează în etapele târzii ale procesului de maturare a seminţelor şi persistă şi după recoltare.

BIBLIOGRAFIE

Bell, A.J.Z., Kempers, R. – Planta. 1991, 183, 69–76.

Bewley, J.D., Black, M. – Physiology and Biochemistry of Seeds, vol. 1, Berlin, Heidelberg, New York, 1978.

Bîlteanu, G. – Fitotehnie, vol. 2, Bucureşti, 1993.

Cavin, D.T. – Can. J. Biochem. Physiol. 1963, 41, 1879–1885.

Dockerty, A. ş.a. – Plant. Physiol. 1977, 59, 105–127.

Fazecaş, I. – Cercetări privind unele aspecte agrobiologice la ricin, în zona Câmpiei Banatului. Teză de doctorat. Institutul Agronomic Cluj.

Han, B., Kesmode, A.R. – J. Exp. Bot. 1996, 933–939.

Hirawa, N. ş.a. – Plant. Cell Physiol. 1993, 34, 1197–1204.

Jeschke, W.D., Pate, J.S. – J. Exp.Bot. 1992, 43, 393–402.

Jokhan, A.G. ş.a. – J. Exp. Bot. 1996, 47, 1595–1599.

Komor, E. ş.a. – J. Exp. Bot. 1996, 47, 1155–1164.

Marre, E. – Curr. Topics Develop Biol. 1967, 2, 75–84.

Mescheryakov, A. ş.a. – Plant. Physiol. 1992, 98, 840–852.

Moskina, V.A. – Klescevina. Moskova, 1989.

Muto, S., Beevers, H. – Plant. Physiol. 1974, 54, 23–28.

Nieden, U. – Planta. 1995, 196, 205–210.

Otani, T., Ac, N. – Agron. J. 1996, 88, 371–375.

Penke, A.D. ş.a. – J. Exp. Bot. 1996, 47, 377–385.
Richard, D.E. – Plant. Physiol. Biochem. 1993, 31, 731–741.
Ryu, S.B., Wang, X. – Plant. Physiol. 1995, 118, 713–719.
Ryu, S.B., Wang, X. – Biochem. Biophys. Acta. 1996, 1303, 243–250.
Sangwan, R.S. ş.a. – Plant. Physiol. 1992, 99, 445–449.
Smith, R.E. ş.a. – Plant. Physiol. 1992, 98, 1233–1238.
Stahl, U. ş.a. – Plant. Physiol. 1995, 107, 953–962.
Stark, A. ş.a. – Planta. 1995, 197, 84–88.
Tsuhoi, S. ş.a. – J. Biochem. 1992, 111, 500–508.
Veston, K. ş.a. – Planta. 1995, 196, 166–173.
Vogel, G., Browse, J. – Plant. Physiol. 1996, 110, 923–931.
Williams, L.E. ş.a. – J. Exp.Bot. 1996, 47, 1211–1216.
Winchcombe, C.F., Bewlwi, J.D. – Phytochemistry. 1992, 31, 2591–2597.
Zanoschi, V. şi *Toma, C.* – Morfologia şi anatomia plantelor cultivate. Bucureşti, 1985.
Zhong, W. ş.a. – Planta. 1993, 190, 114–119.
Zhong, W. ş.a. – Planta, 1996, 19, 471–477.
Yamada, M. – Sc. Papers Coll. Gen. Tokyo, 1955, 5, 161-167.

BCU IASI CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

Capitolul 9
BRASSICA NAPUS L. (RAPIŢA)

convar. *napus*

(var. oleifera Moemch) Detite

var. *annua Metzger* – colza de primăvară

var. *biennis Metzger* – colza de toamnă

Rapiţa reprezintă o specie importantă, din punct de vedere economic, pentru conţinutul ridicat în lipide al seminţelor (circa 30–48 %) şi pentru şroturile care constituie un excelent nutreţ pentru animale.

Soiurile de rapiţă care se cultivă sunt anuale de primăvară sau anuale de toamnă.

9.1. Fiziologia germinării seminţelor

Seminţele de rapiţă sunt mici, negricioase, având masa medie a 1 000 de seminţe variind între 4,5 şi 5,5 g. Facultatea germinativă a seminţelor poate fi menţinută 3 ani (Ionescu Siseşti, 1938), iar capacitatea germinativă la semănat trebuie să depăşească 85 %.

Tegumentul seminal este gros şi reprezintă 12–20 % din masa seminţei (Bîlteanu, 1992). Endospermul este redus, iar cele două cotiledoane mari sunt bogate în lipide şi în proteine.

Potenţialul hidric al seminţelor uscate, aflate în stare de repaus vegetativ, este foarte coborât (– 4 000 bari), pentru ca în faza de imbibiţie să ajungă la –10 bari (Shaykemich, 1971).

Viteza de germinare a seminţelor variază în funcţie de condiţiile de mediu (temperatură şi umiditate), de situaţia seminţelor în sol (adâncime, contactul cu solul etc.), calitatea seminţei (gradul de maturitate, mărimea cotiledoanelor etc.), poziţia silicvei etc. (Leterme,

1988). Temperatura optimă pentru germinarea seminţelor este de 22 °C.

Enzimele implicate în procesul de germinare sunt blocate sau biodegradate, iar ARNm poate fi păstrat parţial în nucleele din celulele seminţelor deshidratate. Enzimele şi ARNm sunt reactivate în timpul imbibiţiei, determinând biodegradarea substanţelor de rezervă şi formarea compuşilor necesari pentru producerea de energie biochimică şi pentru creştere (Gordon şi Payne, 1976).

Semănatul rapiţei anuale de toamnă se face toamna devreme, astfel că până la răsărit se realizează o sumă a temperaturilor care depăşesc 0 °C, de 130–140 °C, iar până la intrarea în iarnă se acumulează 800–900 °C. Aceasta facilitează o bună înrădăcinare a plantelor şi formarea unei rozete de 6–8 frunze, care supravieţuieşte pe parcursul iernii (Rollier, 1974).

Răsărirea plantulelor are loc în 10–15 zile de la semănat şi este determinată de creşterea hipocotilului, care ridică cotiledoanele la suprafaţa solului. În timpul îngălbenirii cotiledoanelor nucleul porfirinic al clorofilei este scindat într-un compus tetrapirolic liniar, care este incolor. În urma biodegradării clorofilei au fost identificaţi trei cataboliţi care au fost transportaţi prin tonoplast de un transportor specific pentru cataboliţii tetrapirolici şi se acumulează în vacuolă (Hinder ş.a., 1996).

Regnault ş.a. (1987) menţionează existenţa următoarelor faze de creştere şi de dezvoltare la rapiţa anuală de toamnă:

A – faza cotiledonală;

B1 – o frunză adevărată;

B2 – Bn – mai multe frunze adevărate;

C1 – reluarea creşterilor vegetative apicale, formarea de frunze noi, tinere;

C2 – internodurile noi sunt vizibile;

D1 – mugurii înveliţi de frunze;

D2 – inflorescenţa principală degajată;

E – alungirea pedunculilor florali;

F1 – primele flori deschise;

F2 – alungirea axei florale;

G1 – căderea primelor petale, primele 10 silicve cu lungimea sub 2 cm;

G2 – primele 10 silicve cu lungimea între 2 şi 4 cm;

G3 – primele 10 silicve cu lungimea peste 4 cm;

G4 – primele 10 silicve deshidratate;
G5 – sămânţa este colorată.

9.2. Creşterea plantelor de rapiţă

Rădăcina pivotantă se formează din radicula embrionului şi are lungimea de 50–100 cm, iar radicelele secundare sunt puţine ca număr.

După Potfer ş.a. (1988), cel mai mare număr de rădăcini se formează la adâncimea de 10–50 cm.

Rădăcina principală reprezintă locul de acumulare a substanţelor de rezervă de natură glucidică, în cazul rapiţei *Colza*. Acest conţinut variază, după Quillere şi Triboi (1988), între 28 şi 42 % substanţă uscată, în timpul iernii, scade cu 50 % până la înflorire şi ajunge la 2–4 % în timpul fructificării.

După Levitt (1980), temperaturile coborâte stimulează depozitarea glucidelor în rădăcini, în detrimentul creşterii vegetative.

În condiţii de stres hidric, rapiţa formează rădăcini secundare scurte, în care se acumulează proteine (Vartanian ş.a., 1987) şi intră rapid în vegetaţie după încetarea stresului (Geay ş.a., 1983).

Tulpina este ierboasă, ramificată şi are înălţimea de 110–150 cm. Pe tulpină se găsesc 20–22 frunze alterne, iar în vârful acesteia se formează florile dispuse într-o inflorescenţă-racem.

Stresul salin determinat de concentraţiile soluţiei nutritive cuprinse între 200 şi 250 nmol Cl Na/ l determină după 2 săptămâni inhibarea creşterii tulpinii (Ashrof ş.a., 1987). Huang şi Redmann (1995) au constatat că salinitatea facilitează acumularea sodiului şi a magneziului şi reducerea conţinutului de calciu şi potasiu din rădăcini şi tulpini, scăderea potenţialului hidric, a intensităţii transpiraţiei şi conductibilităţii stomatelor. Aceste modificări au fost însoţite de diminuarea procesului de creştere şi a intensităţii procesului de fotosinteză. Reviron ş.a. (1992) menţionează că stresul hidric induce sinteza în frunze a unor noi proteine, respectiv a unei polipeptide cu greutatea moleculară de 22 kDa, care dispare o dată cu dispariţia stresului. Se presupune că această polipeptidă are rol în întârzierea senescenţei frunzelor.

Frunzele se formează din meristemul lateral al mugurului apical şi la baza fiecărei frunze se formează câte un mugur, care va funcţiona ca un mugur terminal (Tittonel ş.a., 1982).

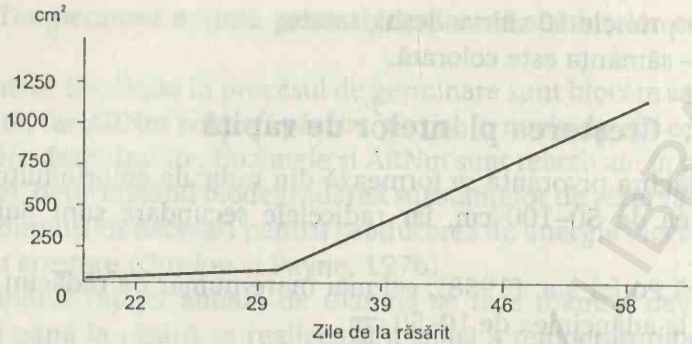

Fig. 9.1. Dinamica suprafeţei foliare la rapiţă (Potfer ş.a., 1988)

Ritmul de formare a frunzelor, adică plastrocronul, variază în funcţie de temperatură. După Netzler (1986), plastrocronul are valori din ce în ce mai mici, pe măsură ce avansează perioada de vegetaţie. Waren-Wilson (1972) a constatat existenţa unei corelaţii liniare între variaţia plastrocronului şi temperatură, iar Leterme (1983) a stabilit existenţa unei corelaţii similare între plastrocron şi ritmul de creştere. Quillere (1986) şi Leterme (1983) au constatat existenţa unei corelaţii între plastrocron, nutriţia cu azot şi intensitatea radiaţiilor solare.

Ritmul de formare a frunzelor se exprimă, de asemenea, prin filocron, care reprezintă suma gradelor de temperatură zilnice, care separă formarea a două primordii foliare succesive (Buis şi Barthou, 1981). Valoarea filocronului la frunzele formate toamna variază între 60 şi 80 grade-zi, iar la cele formate primăvara este de 20 grade-zi (Tittonel ş.a., 1988 şi Triboi-Blondel, 1988).

La intrarea în anotimpul de iarnă, plantula de rapiţă *Colza* are un mugur apical care prin inducţie va forma inflorescenţa, sub acesta se găsesc primordiile foliare care vor forma frunzele de primăvară, iar spre bază se găsesc frunze fotosintetic active.

Suprafaţa frunzelor variază în limite mari. Frunzele cotiledonale au suprafaţa de 7 cm^2, prima frunză are 24 cm^2, frunza a 6-a are 94,7 cm^2, iar a 13-a are suprafaţa de 48,9 cm^2 (Triboi-Blondel ş.a., 1988). Suprafaţa foliară a rapiţei anuale de primăvară creşte intens după 20 de zile de la răsărit şi ajunge la 1 100 cm^2, după 58 de zile (*Fig. 9.1.*).

Suprafaţa foliară scade în perioada de înflorire, astfel încât în această perioadă se sintetizează în frunze aproximativ 60 % din totalul substanţelor fotosintetizate (Aldo Quaye ş.a., 1985). Chapman ş.a. (1984) au constatat că în frunze se reţin 50 % din dioxidul de car-

BIOLOGIE

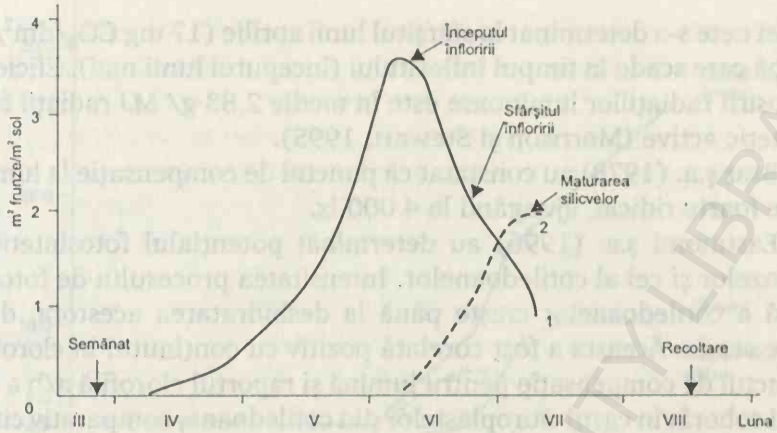

Fig. 9.2. Indicele suprafeţei foliare (1) şi indicele suprafeţei silicvelor (2) la rapiţa de primăvară (Rode, 1988)

bon fixat în procesul de fotosinteză, iar restul de 50 % este reţinut de tulpinile verzi. Din această cantitate, 2/3 sunt reţinute pentru cerinţele proprii ale tulpinii şi numai 1/3 sunt translocate şi utilizate în alte organe.

Indicele suprafeţei foliare creşte în perioada de primăvară până la 3,5, valoarea maximă fiind realizată la începutul înfloririi. După aceasta, suprafaţa foliară scade brusc, valoarea minimă (1,0) fiind determinată în perioada de maturare a silicvelor (*Fig. 9.2.*).

Valoarea indicelui suprafeţei foliare variază în limite mari, în funcţie de măsurile agrotehnice: distanţă de semănat, îngrăşăminte aplicate etc. Triboi-Blondel (1988) a constatat că indicele suprafeţei foliare a plantelor de rapiţă a variat între 2,0 la o densitate de 80 000 plante/ha, nefertilizate, şi 8,0 la o densitate de 20 000 plante/ha, fertilizate cu 180 kg îngrăşăminte azotate la hectar.

Conţinutul în clorofilă prezintă o creştere de la frunzele inferioare spre cele superioare (Skaskiewicz, 1973). Valoarea raportului clorofilă a/b creşte în prima etapă, când se sintetizează clorofila şi scade pe măsură ce frunzele se apropie de faza de senescenţă (Diepenbrock şi Geisen, 1978).

Activitatea ribulozo-1,5-difosfat carboxilazei/oxidază şi fotosinteza netă sunt intense în perioada de iarnă, dacă condiţiile atmosferice o permit (Gelfi ş.a., 1988). După Maciejewska ş.a. (1974), intensitatea fotosintezei nete este cu 70 % mai mică la temperatura de 5 °C, comparativ cu cea realizată la 20 °C. Intensitatea maximă a fotosin-

tezei nete s-a determinat la sfârşitul lunii aprilie (17 mg $CO_2/dm^2/h$), după care scade în timpul înfloritului (începutul lunii mai). Eficienţa folosirii radiaţiilor luminoase este în medie 2,83 g/ MJ radiaţii fotosintetic active (Morrison şi Stewart, 1995).

Brar ş.a. (1978) au constatat că punctul de compensaţie la lumină este foarte ridicat, ajungând la 4 000 lx.

Eastmond ş.a. (1996) au determinat potenţialul fotosintetic al frunzelor şi cel al cotiledoanelor. Intensitatea procesului de fotosinteză a cotiledoanelor creşte până la deshidratarea acestora, după care scade. Aceasta a fost corelată pozitiv cu conţinutul în clorofilă. Punctul de compensaţie pentru lumină şi raportul clorofilă a/b a fost mai coborât în cazul cloroplastelor din cotiledoane, comparativ cu cel din frunze. De asemenea, embrionul conţine mai puţină ribulozo-1,5-difosfat carboxilază/ oxidază pe unitatea de proteină.

Conţinutul în glucide al frunzelor a variat în funcţie de poziţia pe tulpină şi de faza de vegetaţie. În general, s-a constatat o creştere progresivă a conţinutului în glucide, în perioada de toamnă–iarnă, cu un maximum de până la 2,5 % în luna ianuarie. După aceasta are loc o diminuare lentă în perioada de creştere activă din timpul primăverii.

Conţinutul în azot total al frunzelor are valoarea maximă (6–7 %) în frunzele tinere şi scade până la 2,0–2,5 %, în perioada de cădere a frunzelor. După Triboi-Blondel (1988), acest conţinut de 2 % azot total caracterizează frunzele senescente.

În frunze se acumulează şi excesul de azot nitric, care poate fi metabolizat ulterior, pe măsura necesităţilor (Hocking ş.a., 1984).

Procesul de creştere a plantelor este influenţat de biosinteza şi acumularea hormonilor. Zaniewich şi Rood (1993) au constatat că plantele tinere de rapiţă au în rădăcini un conţinut scăzut de gibereline, cantitatea acestora sporeşte acropetal, conţinutul maxim fiind determinat în apexul tulpinii. Concentraţia de GA_1 este maximă în silicve şi scade în flori, tulpini, frunze şi rădăcini. Silicvele imature au un conţinut mare de GA_1, GA_3, GA_4, GA_8, GA_9, GA_{17}, GA_{19}, GA_{24}, GA_{29}, GA_{34}, GA_{51} şi GA_{53}. În timpul maturării scade conţinutul în GA_{19}, GA_{20}, GA_1 şi GA_8 ca urmare a diminuării conţinutului lor din seminţe. Conţinutul de gibereline din pereţii silicvelor rămâne constant sau scade uşor.

Stropirile cu paclobutrazol în faza de trei frunze au determinat creşterea semnificativă a conţinutului în clorofilă, a intensităţii procesului de fotosinteză, au prelungit durata de viaţă a frunzelor şi au

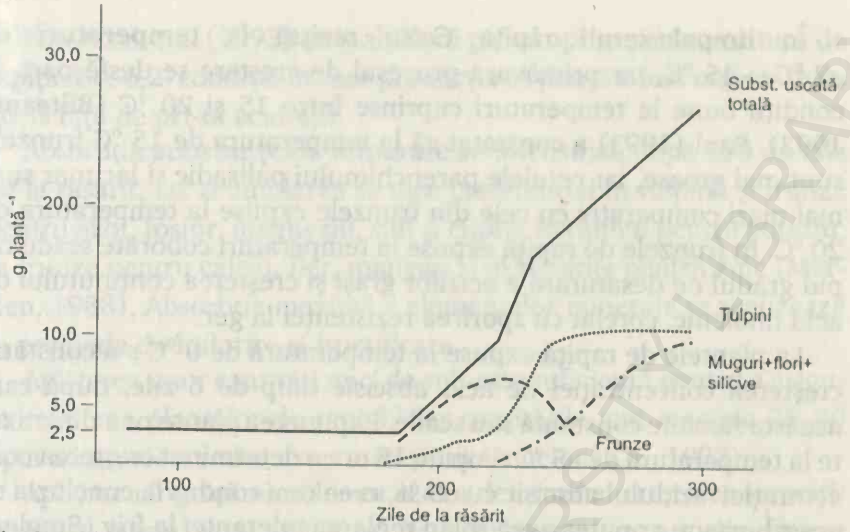

Fig. 9.3. Dinamica substanţei uscate din plantele de rapiţă, soiul *Bieenvenu* (Mercier ş.a., 1988)

determinat creşterea producţiei cu 13,4 % faţă de martor (Zhou şi Xi, 1993).

Creşterea organelor aeriene şi acumularea substanţei uscate are loc în trei etape (Pauzet ş.a., 1983).

Într-o primă etapă, care durează până la acumularea a aproximativ 400 grade/zi, creşterea este foarte redusă.

În etapa a doua, creşterea este activă şi este dependentă de radiaţiile solare interceptate. În această etapă se acumulează 1,8 g substanţă uscată, pentru 1 MJ radiaţii fotosintetic active, captate de frunze (Leterme, 1988).

În etapa a treia, care are loc la sfârşitul toamnei, ritmul de creştere încetineşte. Pe parcursul acestei etape au loc două procese:

- alungirea primelor internoduri ale tulpinii principale, ca urmare a competiţiei pentru lumină, proces reglat de fitocromi (Lecharni şi Jacques, 1974);
- căderea frunzelor.

În perioada de toamnă, substanţa uscată se acumulează în proporţie egală în rădăcini şi în părţile aeriene. Primăvara însă acumularea substanţei uscate are loc mai ales în tulpini, iar din momentul formării silicvelor acumularea are loc în pereţii acestora şi în seminţe (*Fig. 9.3.*).

În timpul iernii rapiţa *Colza* rezistă la **temperaturi** de –7 °C...–15 °C, iar primăvara procesul de creştere se desfăşoară în condiţii bune la temperaturi cuprinse între 15 şi 20 °C (Bîlteanu, 1993). Paul (1993) a constatat că la temperatura de 15 °C frunzele sunt mai groase, iar celulele parenchimului palisadic şi lacunar sunt mai mari comparativ cu cele din frunzele expuse la temperatura de 20 °C. În frunzele de rapiţă expuse la temperaturi coborâte scade rapid gradul de desaturare a acizilor graşi şi creşterea conţinutului de acid linolenic, corelat cu sporirea rezistenţei la ger.

La plantele de rapiţă expuse la temperatură de 0 °C s-a constatat creşterea concentraţiei de acid abscisic timp de 6 zile, după care aceasta rămâne constantă sau scade. Expunerea plantelor aclimatizate la temperatura de –5 °C timp de 18 ore a determinat creşterea concentraţiei acidului abscisic cu 65 %, ceea ce a condus la concluzia că acest hormon ar putea avea rol în reglarea toleranţei la frig (Smolenska-Sym ş.a., 1995).

În ceea ce priveşte cerinţele faţă de **umiditatea** din sol, acestea sunt mai mari în perioada de germinare a seminţelor şi în perioada de creştere din primăvara următoare.

Sensibilitatea la **secetă** a rădăcinilor se manifestă în primele etape de creştere a plantelor (Mingeau, 1974), când determină reducerea sistemului radicular. Pe parcursul acestei perioade se formează rădăcini scurte, tuberizate, lipsite de peri absorbanţi, care în condiţii de umiditate corespunzătoare redevin active. Stresul hidric determină şi scăderea conţinutului de galacto şi fosfolipide din frunze şi compoziţia acizilor graşi. S-a constatat scăderea conţinutului de acid linolenic din monogalactozildiacilgliceroli şi a acidului linoleic din fosfolipide (Dakhma ş.a., 1995).

Pe parcursul perioadei de vegetaţie, sensibilitatea la secetă se manifestă în timpul perioadei de înflorire şi a maturării plantelor de rapiţă (Richards şi Tharling, 1978), când determină şi diminuarea recoltei. Plantele de rapiţă îşi pot modifica rezistenţa la secetă prin sinteza glicinbetainei, care este o substanţă cu rol osmotic activ. Cantitatea de glicinbetainã determinată în plantele de rapiţă a fost în medie 4,9 μmol/g subst. uscată (Selvaraj ş.a., 1995).

Stroeher ş.a. (1995) au constatat că expunerea plantelor de rapiţă la deficit hidric timp de 72 ore a determinat inducţia genei btg 26, care a codificat sinteza unei proteine, care se pare că este necesară în etapele timpurii ale stresului osmotic.

Barszczak ş.a. (1993) au stabilit că pH-ul optim pentru cultura de rapiţă este 6,2, condiţie în care producţia obţinută a fost mai mare cu 20 % faţă de pH-ul acid 4,2.

Absorbţia **substanţelor minerale** se intensifică după 190 de zile de la răsărit, iar acumularea se face preferenţial în tulpină şi frunze pentru azot, fosfor, magneziu, sulf şi cupru, în tulpini pentru potasiu, în frunze pentru calciu, fier, mangan şi în seminţe pentru zinc (Merrien, 1988). Absorbţia maximă a elementelor minerale se realizează în perioada de înflorire şi fructificare.

Aplicarea unor cantităţi mici de sulf este suficientă pentru a asigura creşterea plantelor de rapiţă, dar cantităţile mai mari de 25–30 ppm au un efect redus asupra creşterii (Lencioni ş.a., 1992).

Aplicarea îngrăşămintelor cu azot a determinat creşterea semnificativă a masei verzi (61,7 %) şi a substanţei uscate din frunze (41,0 %). Îngrăşămintele cu fosfor au determinat creşterea producţiei de masă verde cu 14,44 % şi a substanţei uscate din frunze cu 9,45 % (Podimatas, 1989).

Concentraţiile de Ca, Mg, Cu, Fe, Mo şi Zn din frunzele de rapiţă recoltate vara sunt egale sau puţin mai mari comparativ cu frunzele recoltate toamna. Se remarcă o diferenţă în ceea ce priveşte conţinutul în azot şi fosfor, care este mai mare în probele de frunze recoltate toamna (Guillard şi Allison, 1989).

Bilanţul absorbţiei elementelor minerale a evidenţiat că la o densitate de 750 000 plante/ha şi la o producţie de 3 400 kg seminţe cu umiditatea de 9 % sunt absorbite din sol: 470 kg K_2O, 280 kg N, 124 kg P_2O_5, 250 kg CaO, 46 kg MgO şi 180 kg SO_3.

Conţinutul în substanţe minerale a diferitelor organe ale plantelor de rapiţă este prezentat în *tabelul 9.1.*

Aprecierea stării de nutriţie a rapiţei *Colza* se face prin diagnoză foliară, în faza D1, începutul înfloririi. În acest scop se utilizează frunzele complet dezvoltate, de pe tulpina principală. Plantele cu o nutriţie corespunzătoare au, în conformitate cu datele CETIOM, următoarea compoziţie chimică a frunzelor, raportată la substanţa uscată: 5,5 % azot, 0,58 % fosfor, 2,5 % potasiu, 1,1 % calciu, 0,12 % magneziu, 0,53 % sulf, 125 ppm fier, 4,5 ppm cupru, 37,5 ppm zinc, 41 ppm mangan, 23 ppm bor şi 0, 6 ppm molibden.

Tabelul 9.1. **Conţinutul în substanţe minerale al tulpinilor, silicvelor şi seminţelor de rapiţă, la recoltare** *(după Merrien, 1988)*

Elementul	Tulpini	Silicve	Seminţe
N %	0,58	0,58	3,67
P %	0,05	0,14	0,66
K %	3,37	2,63	0,99
Ca %	0,84	2,03	0,56
Mg %	0,05	0,08	0,27
Cu ppm	1,37	3,20	0,48
Zn ppm	13,67	19,00	53,67
Fe ppm	41,20	33,67	53,67
Mn ppm	48,33	152,67	62,67
B ppm	14,33	21,33	11,00
Mo ppm	0,91	0,84	0,71

9.3. Repausul vegetativ

Pe parcursul perioadei de iarnă, procesul de creştere şi intensitatea proceselor fiziologice din plantulele de rapiţă de toamnă sunt mult încetinite, asigurând supravieţuirea acestora pe parcursul anotimpului cu condiţii nefavorabile.

Leterme (1988) a constatat că la temperaturi apropiate de 0 °C procesul de fotosinteză continuă să se desfăşoare lent, iar o parte din asimilate sunt transportate spre rădăcina principală, care are rol de depozitare. Optimumul termic pentru fotosinteză scade în timpul iernii, ceea ce reprezintă, după Robelin şi Triboi (1983), o adaptare a frunzelor la temperaturile coborâte.

În ceea ce priveşte suprafaţa foliară, s-a constatat o reducere a acesteia, care este determinată de căderea unor frunze.

Ieşirea din repaus şi intrarea în vegetaţie a plantulelor de rapiţă are loc când temperatura medie zilnică depăşeşte frecvent 5 °C (Mendhana ş.a., 1981).

Concomitent cu creşterea temperaturii are loc intensificarea absorbţiei apei şi a substanţelor minerale, a transpiraţiei fotosintezei, respiraţiei, procesului de creştere etc.

Primordiile foliare formate toamna dau naştere la noi frunze, care conduc la mărirea suprafeţei foliare (Tayo, 1973). În timpul creşterii

se utilizează compuşii fotosintetizaţi şi numai în foarte mică măsură, substanţele depozitate în tulpina principală (Quillere, 1986).

Senescenţa frunzelor este indusă de gene specifice: LSC 94 şi LSC 222, care se manifestă timpuriu, înainte de îngălbenirea frunzelor (Hanfrey ş.a., 1996).

9.4. Fiziologia procesului de dezvoltare

Inducţia florală are loc, după Mendhana ş.a. (1981), în etape când plantele au cel puţin 12 primordii foliare.

Factorii inductivi pentru plantele de rapiţă sunt fotoperioada şi temperatura, care acţionează într-o etapă specifică a procesului de creştere şi maturare, când plantele au realizat capacitatea de înflorire.

Soiurile de rapiţă cultivate sunt clasificate în două grupe: anuale şi bianuale, după necesarul de vernalizare pentru inducerea înfloririi. Controlul genetic prin care se diferenţiază aceste grupe nu este cunoscut, dar s-a constatat că locusul 9 din gena 132 RFLP controlează vernalizarea şi numărul de zile până la înflorit. Au fost identificate şi alte două locusuri, dar cu efecte mai mici asupra numărului de zile până la înflorit (Osborn, 1995).

Netzler (1966) a constatat că temperaturile mai mici de 17 °C pot să determine inducţia florală prin vernalizare. Durata perioadei de vernalizare este cu atât mai scurtă, cu cât temperatura este mai coborâtă, fotoperioada mai lungă şi vârsta plantelor mai înaintată (Leterme, 1988). La sfârşitul perioadei de vernalizare Zanewich şi Rood (1995) au constatat creşterea concentraţiei de gibereline: de 3,1 ori pentru GA_1, de 2,3 ori pentru GA_3, de 7,8 ori pentru GA_8, de 12,0 ori pentru GA_{19} şi de 24,5 ori pentru GA_{20}.

Tittonel (1988) a stabilit durata inducţiei florale, în funcţie de temperatura şi vârsta plantelor de rapiţă soiul *Jet Neut*, obţinând datele din *tabelul 9.2.* Din aceste date se remarcă faptul că fotoperioadele lungi pot compensa parţial absenţa frigului.

Tabelul 9.2. **Durata inducţiei florale la rapiţa *Colza***

Temperatura, °C	Plante de 2 săptămâni	Plante de 4 săptămâni
5	9–10 săptămâni	5,5–6,0 săptămâni
12	9,5–10 "	7–8 "
17	peste 10 "	peste 10 "

Margara (1963) a constatat că inducţia florală prin vernalizarea plantulelor de rapiţă se poate realiza în 8 săptămâni la temperatura de 4 °C, iar Moule (1972) a precizat că la temperatura de 10 °C inducţia florală are loc în timp de 40 de zile.

Cercetările efectuate de Evans şi Gobashi (1983) au scos în evidenţă faptul că defolierea plantelor de rapiţă întârzie procesul de inducţie florală.

Inducţia florală are loc mai întâi la mugurii din partea superioară a plantei şi se propagă spre bază, care rămân în fază vegetativă. Inducţia florală are loc mai întâi la mugurul axilar şi numai ulterior la cei laterali.

După Titonel ş.a. (1988), inducţia florală în condiţiile din Franţa are loc în perioada cuprinsă între primele zile ale lunii noiembrie şi sfârşitul lunii ianuarie. Variaţia este determinată de însuşirile de soi, de condiţiile climatice şi de data semănatului.

Trecerea de la faza vegetativă la cea reproducătoare este indicată de transformarea apexului vegetativ, care este plat, în apex bombat. După aceasta are loc formarea primordiilor florale, modificarea ritmului de iniţiere a frunzelor, precum şi formarea de stipele la baza acestora.

Proteina AGL 15 codificată de genele din domeniul MADS se acumulează în etapele timpurii ale embriogenezei, constituind un factor reglator. Înainte de fecundare se acumulează în citoplasma celuleiou, apoi în nucleul celulelor embrionului şi endospermului (Perry ş.a., 1996).

Analizele efectuate de Markowski şi Filek (1991) la organele vegetative ale plantelor expuse timp de 56 zile la temperaturi de vernalizare au evidenţiat faptul că în toate organele plantelor există un conţinut ridicat de acizi graşi nesaturaţi, ponderea deţinând-o acidul linolenic. După 7 zile de expunere la temperaturi coborâte, conţinutul de acid linolenic din plantule scade semnificativ. Boothe ş.a. (1997) au constatat că plantele de rapiţă răspund la acţiunea temperaturilor coborâte prin sinteza proteinei BN 28. Aceasta este o proteină hidrofilă, care rămâne solubilă şi la temperaturi ridicate, este localizată în fracţia solubilă a celulei şi are o structură secundară helicoidală.

Înflorirea plantelor de rapiţă începe de la baza inflorescenţelor şi evoluează spre vârful acesteia. Durata procesului de înflorire se eşalonează pe parcursul a 2 luni, iar maximumul înfloritului se realizează după 10 zile (Tayo şi Morgan, 1975).

Primele flori care se deschid sunt cele din inflorescenţa principală, care, după Pechan ş.a. (1980), au cel mai mic conţinut în azot, dar care formează cele mai multe seminţe.

Perioada de înflorire este cu atât mai mare, cu cât valoarea plastocronului din timpul toamnei este mai mare (Leterme, 1987), iar condiţiile de creştere din timpul primăverii sunt mai nefavorabile. Durata perioadei de înflorire este reglată, după Leterme (1988), atât pe cale trofică, cât şi pe cale hormonală.

Determinările efectuate de Bouille ş.a. (1988) au precizat că inducţia florală este însoţită de creşterea conţinutului în citochinine, iar la înflorire s-a constatat creşterea temporară a acidului abscisic în timpul formării mugurilor floriferi şi a citochininelor, pe tot parcursul înfloririi. În aceeaşi perioadă s-a constatat existenţa unui conţinut scăzut în auxine.

Fiecare floare are câte două perechi de glande nectarifere situate la baza câte unei stamine. Fiecare glandă este alimentată de o ramificaţie a floemului (Davies ş.a., 1996). Florile, ca şi frunzele, elimină substanţe volatile care conferă aroma caracteristică. Jakobsen ş.a. (1994) au identificat 12 compuşi comuni pentru flori şi frunze şi 11 compuşi specifici pentru frunze. Compuşii chimici produşi de flori reprezintă în medie 45 ng/ oră/ floare şi sunt alcătuiţi în principal din α-farnesen, linalol, 3-carene, precum şi din sabinen şi limonen, care au fost identificate şi în substanţele volatile din frunze.

Temperaturile coborâte pot să perturbe procesul de înflorire şi prin aceasta producţia de seminţe. Astfel, dacă temperaturile din timpul înfloritului scad până la –1 °C, producţia se reduce la jumătate (Elf şi Ohlsson, 1987).

Floarea de rapiţă este alcătuită din 4 sepale, 4 petale, 6 stamine, din care 4 mai lungi şi 2 mai scurte (care au la bază glande nectarifere), şi un gineceu alcătuit din 4 carpele, cu ovar superior.

Polenizarea este în principal anemofilă, determinând 70 % de autopolenizare, dar şi prin insecte care asigură procesul de hibridare (Mesquida şi Renard, 1979).

Polenul provenit din florile de rapiţă are în exină un conţinut de 50 % galactolipide şi acizi graşi (acid palmitic şi hexadecatrienoic). La interiorul granulelor de polen se găseşte fosfatidil colină, atanolamină, inozitol şi acizi graşi: C18:3, C18:2 şi C16:0 (Evans ş.a., 1990).

Autoincompatibilitatea la polenizare a fost localizată într-un singur locus al cromozomului, unde se găseşte locusul genei S al glicoproteinelor (SLG) şi locusul genei S al receptor kinazei (SRK). Se

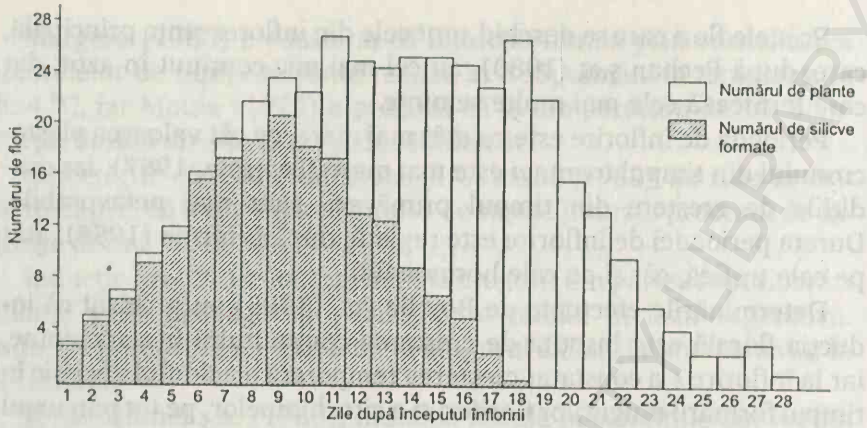

Fig. 9.4. Relaţia dintre numărul de flori, perioada de înflorire şi numărul de silicve formate (Leterme, 1988)

crede că aceste gene recunosc un component necunoscut din polen. Cercetările ulterioare au precizat existenţa în această zonă a încă 2 gene care au fost denumite SLL 1 şi SLL 2, prima este specifică anterelor din liniile autoincompatibile, iar a doua este prezentă în anterele şi stigmatele liniilor autocompatibile şi autoincompatibile. Nu se cunoaşte cu precizie rolul acestor gene.

Goring şi Rothstein (1992) au constatat că la linia W1 autoincompatibilă, gena SRK 910 din locusul activ S codifică un receptor serin/treonin kinază care este implicat în acest proces.

Mutaţiile din genele care controlează fertilitatea staminelor afectează metabolismul citochininelor nu numai din ţesutul reproducător, ci şi din cel vegetativ (frunze). Plantele androsterile metabolizează cu eficienţă mai mică zeatina şi dihidrozeatina, rezultă cu 50 % mai puţină adenină şi activitatea citochinin oxidazei este de 2 ori mai mică comparativ cu cea din plantele androfertile (Shukla şi Sawhey, 1997).

Cutler (1994) a extras din polen brassinosteroizi, care reprezintă reglatori de creştere, având şi capacitatea de sporire a producţiei. Dintre aceştia 24-epibrassinolidul este mai uşor de sintetizat şi a fost aplicat în producţie.

După Tayo şi Morgan (1975); Pechan ş.a. (1980), primele flori care se deschid au cel mai mare număr de seminţe şi un procent de avortare minim. Ultimele flori care se deschid au cel mai mare procent de avortare (*Fig. 9.4.*).

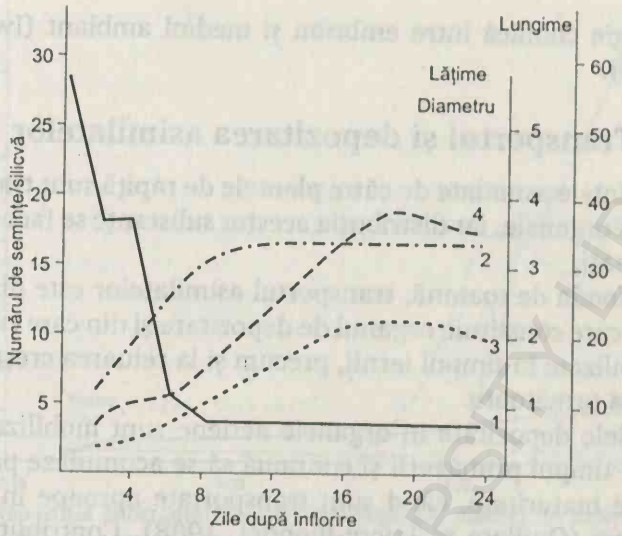

Fig. 9.5. Creşterea numărului de seminţe din silicve (1), a lungimii silicvelor (2), lăţimii (3) şi diametrului acestora (4) (Mendham ş.a., 1981)

După polenizare şi fecundaţie, ovarul formează o silicvă cu lungimea de 5–10 cm (Diaconu, 1990).

Toyo şi Morgan (1975) au constatat că 75 % din silicvele care se pot recolta provin de la florile formate în primele 11 zile de la înflorit. Formarea silicvelor este însoţită de acumularea de zeatină şi zeatin ribozid în ziua a 3-a după fecundare, iar în ziua a 4-a are loc acumularea de auxină (Bouille ş.a., 1988).

Pe parcursul perioadei de creştere a silicvelor se deosebesc două faze.

În faza întâi, produsele fotosintetizate provin atât de la frunze, cât şi din fotosinteza proprie. Această fază durează până la acumularea a 300 °C zi (cu baza 0 °C), iar substanţele se depun în pereţii silicvelor.

În faza a doua, asimilatele provin din fotosinteza proprie şi se depun în seminţe şi în pereţii silicvelor. Durata acestei faze este până la acumularea în medie a 600 °C zi.

Creşterea silicvelor este mai intensă în primele 10–20 de zile de la înflorit, după care aceasta încetează (*Fig. 9.5.*).

Silicvele conţin de la 11 până la 24 de seminţe. În timpul embriogenezei şi al maturării embrionului are loc un proces de acumulare a fenolilor care se acumulează în epiderma integumentului extern şi intern din ovar şi în celulele stelare din ovule, care formează o barieră

de protecţie chimică între embrion şi mediul ambiant (Iwanowska ş.a., 1994).

9.5. Transportul şi depozitarea asimilatelor

Substanţele asimilate de către plantele de rapiţă sunt transportate spre toate organele, iar distribuţia acestor substanţe se face în funcţie de necesităţi.

În perioada de toamnă, transportul asimilatelor este dirijat către rădăcini, care constituie organul de depozitare şi din care substanţele sunt mobilizate în timpul iernii, precum şi la reluarea creşterilor din primăvara următoare.

Glucidele depozitate în organele aeriene sunt mobilizate numai parţial în timpul primăverii şi continuă să se acumuleze până în perioada de maturitate, când sunt transportate aproape în totalitate spre silicve (Quillere şi Triboi-Blondel, 1988). Contribuţia acestor substanţe la depozitarea asimilatelor în seminţe poate atinge 20 % (5,9 % provin din tulpini şi 14,1 % provin din frunze).

În faza de depozitare a asimilatelor în seminţe s-a constatat o retranslocare intensă a glucozei şi fructozei din silicve spre seminţe (Marton şi Harris, 1975).

Cele mai importante substanţe utilizate pentru sinteza substanţelor de rezervă din seminţe o reprezintă glucidele fotosintetizate, care sunt transportate sub formă de zaharoză. Concomitent sunt transportate şi substanţe azotate, conţinutul acestora scăzând în frunze până la 2 % (Triboi-Blondel, 1988).

Transportul asimilatelor spre inflorescenţă este foarte intens în perioada de înflorire (2 zile), scade în timpul polenizării şi a fecundaţiei (24 ore), pentru a se intensifica din nou, în faza de creştere a silicvelor. Ultimele flori, de obicei, sunt lipsite de asimilate şi avortează (Leterme, 1985). Avortarea este dependentă nu numai de transportul asimilatelor, ci şi de concurenţa dintre silicve şi de modificarea raportului auxine/ acid abscisic.

Acumularea substanţei uscate în plantele de rapiţă are loc într-un ritm lent până în faza de înflorire. Cercetările efectuate de Pouzet (1988) au precizat că acumularea substanţei uscate în tulpinile de rapiţă se intensifică în perioada ce precede înflorirea, astfel încât la recoltare reprezintă 5 500 kg/ha.

După fecundare substanţa uscată este depozitată în silicve, care reprezintă 9 600 kg/ha. Substanţa uscată acumulată în rădăcini,

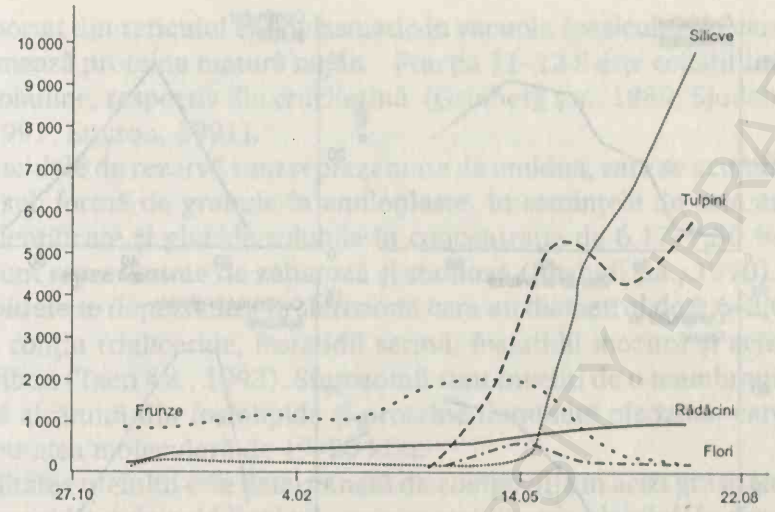

Fig. 9.6. Repartiţia substanţei uscate între organele plantei de rapiţă de toamnă (Pouzet, 1988)

frunze şi flori este redusă comparativ cu cea din tulpini şi silicve (*Fig. 9.6.*).

Depozitarea asimilatelor în seminţe determină realizarea unui conţinut mediu de 21 % proteine, 48 % lipide şi 19 % amidon, raportat la substanţa uscată (Bewley şi Black, 1978). Seminţele de rapiţă din soiul *Mikado* conţin aproximativ 25 % proteine şi 40–50 % lipide (Murphy ş.a., 1989).

În primele 28 de zile de la formarea seminţelor de rapiţă nu se biosintetizează lipide (Norton şi Harris, 1975). În această perioadă se acumulează amidon şi zaharoză, care vor fi utilizate pentru biosinteza acizilor graşi şi ca substrat respirator.

În etapa a doua de formare a seminţelor are loc sinteza rapidă a acizilor graşi şi a proteinelor, care durează circa 20 de zile. La sfârşitul acestei etape sunt acumulate 90 % din substanţele de rezervă.

În etapa a treia se produce deshidratarea seminţelor şi ca urmare scăderea greutăţii proaspete a acestora. Conţinutul în glucide are valoarea minimă, în timp ce proteinele şi lipidele au realizat conţinutul maxim (*Fig. 9.7.*). Rezultatele obţinute de Ching ş.a. (1974) corespund cu cele ale lui Triboi-Blondel şi Raibaillier (1988). În timpul deshidratării seminţelor se manifestă expresia genei LEA 76, care codifică sinteza proteinei LEA (*late embryogenesis-abundant*), asi-

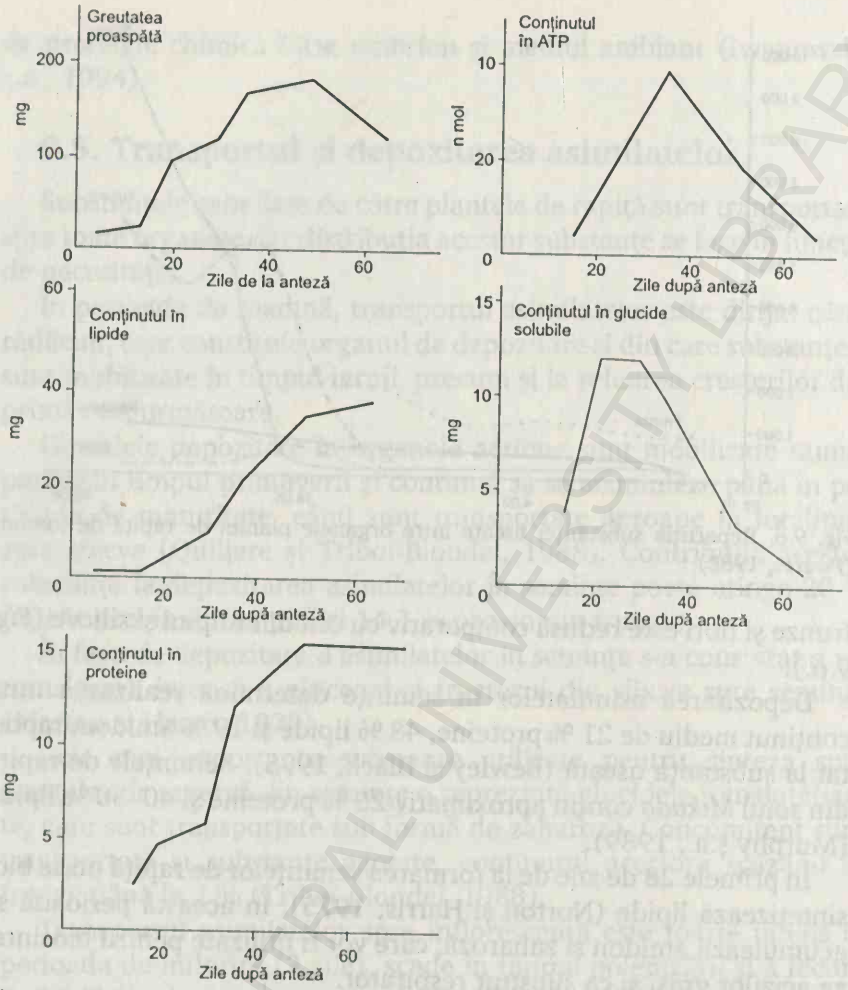

Fig. 9.7. Dinamica unor substanţe în seminţele de rapiţă în curs de formare (Ching ş.a., 1974)

gurând biosinteza dehidrinelor ce măresc toleranţa la deshidratare sau grăbesc procesul de maturare (Johnson-Flanagan ş.a., 1992).

Intensitatea procesului de respiraţie a seminţelor scade treptat, pe măsura evoluţiei procesului de deshidratare, care corespunde cu intrarea în starea de repaus vegetativ.

Proteinele din seminţele de rapiţă conţin o fracţie proteică 2 S care este o albumină denumită napin, cu greutatea moleculară de 14 500 Da şi care reprezintă 13 % din proteinele de rezervă. Această proteină este sintetizată dintr-un precursor, pronapin, care este

transportat din reticulul endoplasmatic în vacuole (vezicule), în care se formează proteina matură napin. Fracţia 11–12 S este constituită din globuline, respectiv din cruciferină (Grinberg ş.a., 1989; Sjodahl ş.a., 1991; Ericson, 1991).

Glucidele de rezervă sunt reprezentate de amidon, care se acumulează sub formă de granule în amiloplaste. În seminţele de soia au fost identificate şi glucide solubile în concentraţie de 6,17–7,50 %, care sunt reprezentate de zaharoză şi stahioză (Shahidi ş.a., 1990).

Lipidele se depozitează în sferozomi care au diametrul de 0,6–2,0 μm şi conţin trigliceride, fosfatidil serină, fosfatidil inozitol şi acizi graşi liberi (Tzen ş.a., 1993). Sferozomii sunt înveliţi de o membrană simplă alcătuită din fosfolipide şi proteine denumite oleozine, care au greutatea moleculară de 19–20 kDa.

Calitatea uleiului este determinată de compoziţia în acizi graşi. Un conţinut ridicat de acid linolenic reduce stabilitatea uleiului, în timp ce un conţinut ridicat în acid erucic are un efect nutritiv negativ, dar acest ulei poate fi utilizat în industrie (Thormann ş.a., 1996). Ca urmare, cercetările de ameliorare urmăresc obţinerea de soiuri cu seminţe având compoziţia dorită de acizi graşi. Jourdien ş.a. (1996) au constatat că acumularea acidului linolenic în seminţe este controlată de genele fad 3 care codifică sinteza delta-15-desaturazei din microzomi. Jones ş.a. (1995) au identificat în plantele de rapiţă două tioesteraze care au rol în sinteza acizilor graşi. Genele Fat A codifică sinteza 18:1 ACP-tioesterazei, iar Fat B codifică 16:0 tioesteraza. Weselake ş.a. (1993) au precizat că diacilglicerol aciltransferaza are activitatea maximă în timpul acumulării rapide a lipidelor în seminţe şi scade o dată cu maturarea acestora.

Lipidele din seminţele rapiţei *Colza* conţin acizi graşi în următoarele proporţii: 5,6 % acid palmitic, 1,4 % acid stearic, 58,2 % acid oleic, 22,2 % acid linoleic, 8,9 % acid linolenic şi urme de acid arahidonic şi de acid erucic. Se remarcă faptul că principalii acizi graşi din seminţele de rapiţă sunt acidul oleic şi linoleic (Evrad ş.a., 1989).

Conţinutul în acizi graşi din seminţe variază în funcţie de condiţiile de mediu. Astfel, după Cavin (1965), temperaturile ridicate din perioada de acumulare a lipidelor stimulează biosinteza şi acumularea acidului oleic, scăzând în acelaşi timp conţinutul în acid erucic (*Fig. 9.8.*). Okuyama ş.a. (1993) au obţinut un soi nou de rapiţă: *Asakanonotane*, care nu conţine acid erucic, în timp ce Heath şi Earle

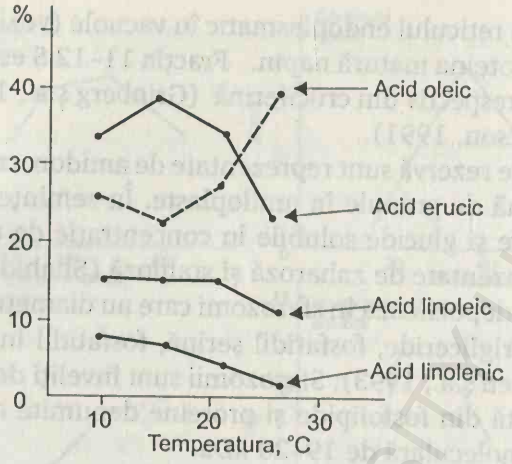

Fig. 9.8. Variaţia conţinutului în acizi graşi din seminţele de rapiţă, în funcţie de temperatură (Cavin, 1965)

(1995) au realizat un hibrid între *Brassica oleracea var. botrytis* şi *B. rapa var. oleifera* cu conţinut ridicat în acid erucic (57,4 %).

În biosinteza acizilor graşi se utilizează acetil CoA, rezultată din decarboxilarea acidului piruvic. O primă etapă din această biosinteză are loc în cloroplaste, unde se formează malonil CoA, prin condensarea cu o moleculă de acetil CoA, formează acetil CoA (4 C) şi dioxid de carbon, în prezenţa complexului enzimatic ACP-acid gras sintetază. În final se formează acid palmitic, care prin condensarea cu o grupare acetil formează acidul stearic.

Transportul acizilor graşi prin membranele cloroplastelor se realizează sub forma unui complex acid gras-proteină acil transportoare, după care se acumulează în reticulul endoplasmatic neted şi în microzomi. În aceste organite are loc sinteza altor acizi graşi, precum şi esterificarea glicerolului şi formarea trigliceridelor, care se acumulează între cele două straturi de fosfolipide ale reticulului endoplasmatic. Acesta se dilată şi se strangulează formând sferozomi.

Acumularea lipidelor în seminţe este influenţată de nivelul de fertilizare. Dozele mari de azot au un efect negativ asupra acumulării acestor substanţe în seminţe (Triboi-Blondel, 1988).

Activitatea ATP-citrat liazei din seminţele în curs de dezvoltare are o dinamică paralelă cu cea a acetil CoA carboxilazei şi cu intensitatea biosintezei lipidelor. Activitatea maximă a ATP-citrat liazei (250 nmol acetil CoA/minut/g subst. proaspătă) s-a determinat după 35–42 zile de la polenizare (Ratlege ş.a., 1997).

Rapiţa anuală de toamnă *Colza*, rezultată din încrucişarea spontană dintre *Brassica rapa* şi *Brassica oleracea*, are seminţe bogate în lipide (43–48 %). Conţinutul în acid erucic ($C_{22}H_{42}O_2$), care are efecte negative asupra organismului uman, a fost redus prin ameliorări succesive până la urme, iar conţinutul în acid linolenic (8,9 %), care datorită celor 3 duble legături se oxidează uşor determinând gustul rânced, a fost diminuat prin ameliorare.

Triboi-Blondel şi Raibaillier (1988) au precizat că în cursul maturării seminţelor de rapiţă are loc acumularea constantă de glucozinolaţi. Conţinutul acestora variază între 160 şi 200 μmol/g substanţă uscată la soiurile cu conţinut ridicat şi între 30 şi 60 μmol/g la cele cu un conţinut scăzut de glucozinolaţi. Sinteza acestor substanţe se realizează pe calea:

aminoacid→N-hidroxiaminoacid→nitrozoacid→aldoxime→acid tiohidroximic→glucozinolaţi

Compuşii primari utilizaţi sunt homofenilalanina şi dihomometionina, iar procesul se desfăşoară în microzomi, care conţin echipamentul enzimatic necesar pentru cataliza acestor reacţii (Dawson ş.a., 1993). Prima etapă a acestui proces biosintetic implică formarea aldoximelor prin alungirea lanţului de aminoacizi, reacţie catalizată de flavin monooxigenaza din microzomi. Cea mai intensă activitate a monooxigenazei a fost determinată în frunzele în curs de creştere (Bennett ş.a., 1995).

Magrath ş.a. (1993) au descris 6 loci care determină tipul glucozinolaţilor alifatici. Un locus reglează prezenţa sau absenţa propil glucozinolaţilor, în timp ce un alt locus reglează sinteza pentil glucozinolaţilor. Doi loci reglează înlocuirea grupului terminal H_3CS de la derivaţii aminoacizilor care produc alkenil glucozinolaţi. Alţi 2 loci reglează hidroxilarea butenil şi pentil glucozinolaţilor. Numărul mare de glucozinolaţi din rapiţă rezultă şi din interacţiunea genelor care reglează alungirea lanţului şi genele care modifică structura acestora.

Acidul jasmonic şi metil jasmonatul sunt potenţiali stimulatori ai biosintezei glucozinolaţilor. În concentraţii mici, de câţiva nanomoli pot induce creşterea de aproximativ 20 de ori a conţinutului de indol glucozinolaţi din cotiledoanele şi frunzele plantelor de rapiţă (Bondaryuk, 1994; Bondaryuk şi Yoshihara, 1995).

Plantele de rapiţă conţin 8 glucozinolaţi, dintre care conţinutul maxim a fost determinat la gluconapin, glucobrassicanapin şi progoitrin.

Mirozinaza (β-tioglucozid glucohidrolază) este enzima care catalizează biodegradarea glucozinolaţilor cu formarea de radicali tiocianaţi, nitrili, izotiocianaţi şi oxazolidinetionă, care provoacă hipertrofia tiroidei. Compuşii rezultaţi din procesul de hidroliză au fost identificaţi în solul din apropierea rădăcinilor în concentraţie de aproximativ 20 μg/ kg sol şi au proprietăţi allelochimice (Borek ş.a., 1996).

Sinteza mirozinazei este codificată de expresia a două familii de gene: MA şi MB formate din 4 şi, respectiv, 10 gene (Xue ş.a., 1995). Expresia principalelor gene din aceste familii: TAG1 şi TAG2 a fost identificată în celulele din frunze, sepale, petale şi gineceu. Falk ş.a. (1995) au identificat o nouă familie de gene: MC, alcătuită din 3-4 gene care codifică sinteza mirozinazei. Astfel, mirozinaza cu greutatea moleculară de 70 kDa este codificată de familia de gene MC, cea cu greutatea moleculară de 65 kDa este codificată de genele din familia MB şi cea cu greutatea moleculară de 75 kDa de familia de gene MA.

Leuman ş.a. (1993) au identificat la nivelul rapiţei situsurile în care se găseşte mirozinază. Astfel, în seminţele în curs de dezvoltare a fost identificată mirozinaza cu greutatea moleculară de 65, 66, 68, 70, 73 şi 75 kDa. În plantulele de 5 zile a fost identificată mirozinaza cu greutatea moleculară de 65, 66, 70 şi 75 kDa, ultimele două predominând cantitativ. În plantulele în vârstă de 21 zile a fost identificată mirozinaza cu aceeaşi greutate moleculară ca şi în plantulele de 5 zile, dar ponderea a deţinut-o cea cu greutatea moleculară de 65 şi 66 kDa. La înflorire a predominat mirozinaza cu greutatea moleculară de 72 kDa.

Producţia de seminţe realizată în culturile de rapiţă variază în funcţie de condiţiile agropedoclimatice. Gelfi ş.a. (1988) menţionează că s-au obţinut producţii de 3 850 kg/ha, iar Triboi-Blondel (1988) menţionează obţinerea unor producţii de 3 700 kg/ha.

BIBLIOGRAFIE

Addo Quaye, A.A. ş.a. – J. Agric. Sci. Camb. 1985, 105, 365–373.

Appelqvist, L.A. – Proc. Phytochem. Soc. 1975, 12, 247–286.

Ashrof, M. ş.a. – Crop Sci. 1987, 27, 232–234.

Baudet, J.J. ş.a. – Cahier technique Colza. CETIOM, Paris, 1988.

Barszczak, Z. ş.a. – J. Plant. Nutr. 1993, 16, 85–96.

Bennett, R. ş.a. – Planta. 1995, 996, 239–244.

Bewley, J.D., Black, M. – Physiology and Biochemistry of Seeds. Berlin, Heidelberg, New York, 1978.

Bîlteanu, G. – Fitotehnie, vol. 2, Bucureşti, 1993.

Bondaryuk, R.P. – Phytochemistry. 1994, 35, 301–305.

Bondaryuk, R.P., Yoshihara, T. – J. Chem. Ecol. 1995, 21, 1735–1743.

Boothe, D.R. ş.a. – Plant. Physiol. 1997, 113, 367–376.

Borek, V. ş.a. – Soil Sci. Soc. Am. J. 1996, 60, 1792–1797.

Bouille, P. ş.a. – Physiologie et elaboration du rendement, Colza. Paris, 1988, 91–103.

Brar, G.S. ş.a. – Zeitschrift fur Acker und Pflanzenbau. 1978, 142, 147–153.

Buis, R., Barthou, H. – Actes du 1-er Seminaire de l'Ecole de Biologie theoretique du CNRS. 1981, 339–431.

Cavin, D.T. – Can. J. Botany. 1965, 43, 63–69.

Chapman, J.F. ş.a. – J. Agric. Sci. Camb. 1984, 102, 23–31.

Ching, T.M. ş.a. – Plant. Physiol. 1974, 54, 748–751.

Cutler, H.G. – ACS Symp. Ser. 1994, 551, 85–102.

Dakhma, W.S. ş.a. – Phytochemistry. 1995, 40, 1383–1386.

Davis, A.R. ş.a. – Ann. Bot. 1996, 77, 223–234.

Dawson, G.W. ş.a. – J. Biol. Chem. 1993, 268, 27154–27159.

Diepenbrock,W., Geisler, G. – Can. J. Plant. Sci. 1979, 59, 819–830.

Eastmond, P. ş.a. – J. Exp. Bot. 1996, 47, 1763–1769.

Elf, S., Ohlsson, I. – 7-eme Congrès Int. sur le Colza. Poznan,1987.

Ericson, M.L. ş.a. – Eur. J. Biochem. 1991, 197, 741–744.

Evans, E.J.,Gobashi, A.A. – 6-eme Congrès Int. sur le Colza. Paris, 1983, 104–109.

Evans, D.E. ş.a. – Plant. Physiol. 1990, 93, 418–424.

Evrad, J. ş.a. – Cahier tehnique. Z'huile de Colza. Paris, 1989.

Falk, A. ş.a. – Plant. Mol. Biol. 1995, 27, 863–874.

Geay, A. ş.a. – 6-eme Congrès Int. sur le Colza. Paris, 157–184.

Gelfi, N. ş.a. – Physiologie et elaboration du rendement. Colza. Paris, 1988, 121–123.

Gordon, M.E., Payne, P.I. – Planta (Berlin), 1976, 130, 269–273.

Goring, D.R., Rothstein, S.J. – The Plant. Cell. 1992, 4, 1273–1281.

Grinberg, V.Y. ş.a. – J. Sci. Food Agric. 1989, 49, 235–248.

Guillard, K., Allison, D.W. – Agron. J. 1989, 81, 876–881.

Hanfrey, C. ş.a. – Plant. Mol. Biol. 1996, 30, 597–609.

Heath, D.W., Earle, D. – Theor. Appl. Genet. 1995, 91, 1129–1136.

Hinder, B. ş.a. – J. Biol. Chem. 1996, 271, 27233–27236.

Hocking, P.J. ş.a. – Field Crop Abstracts. 1984, 37, 625–636.

Huang, J., Redmann, R.E.J. – Plant. Nutr. 1995, 18, 1931–1949.

Ionescu-Sişeşti, Gh. – Rapiţa. Bucureşti, 1938.

Iuanaga, S., Kumura,A. – 7-eme Congrès Int. sur le Colza. Poznan, 1979.

Iwanowska, A. ş.a. – Ann. Bot. 1994, 74, 313–320.

Jakobsen, H.B. ş.a. – Phytochemistry. 1994, 37, 695–699.

Jones, A. ş.a. – Plant. Cell. 1995, 7, 359–371.

Jonnson-Flanagan, A.M. ş.a. – Plant. Physiol. 1992, 99, 700–706.

Jourdien, C. ş.a. – Theor. Appl. Genet. 1996, 93, 512–518.

Lecharni, A., Jacques, R. – Physiol. Veget. 1974, 12, 721–738.

Lencioni, L. ş.a. – Agrochimica. 1992, 36, 185–192.

Leterme, Ph. – Seminaire du Dpt. d'Agronomie de d'INRA. Chambon du Lac, 1983, 16 p.

Leterme, Ph. – Physiologie et elaboration du rendement. Colza. Paris, 1988, 23–33.

Leuman, M. ş.a. – Plant. Physiol. 1993, 103, 703–711.

Levitt, J. – Respons of Plants to Environmental Stresses, vol.1, Londra, New York, 1980.

Maciejewska, U. ş.a. – Bull. Acad. Polon. Sci. 1974, 22, 513–517.

Magrath, R. ş.a. – Plant. Breeding. 1993, 111, 55–72.

Margara, J. – C.R.Acad. Sci. Paris, 1963, 257, 4787–4790.

Markowski, A., Filek, M. – Acta Physiol. Plant. 1991, 13, 21–26.

Mendham, N.J. ş.a. – J.Agric. Sci. Camb. 1981, 96, 389–415.

Merrien, A. ş.a. – 7-eme Congrès Int. sur le Colza. Poznan, 1987.

Merrien, A. şi *Pouzet, A.* – Physiologie et elaboration du rendement. Colza. Paris, 1988, 16–19.

Merrien, A. ş.a. – Physiologie et elaboration du rendement. Colza. Paris, 1988, 34–46.

Merrien, A. – C.R. Journées Nationales d'Information. Paris, 1988.

Mesquida, J., Renard, M. – Inf. Techn. CETIOM. 1979, 65, 3–14.

Mingeau, M. – Inf. Tech. CETIOM. 1974, 36, 1–11.

Morrison, M.J., Stewart, D.W. – Agron. J. 1995, 87, 1139–1142.

Moule, G. – Phytotechnie speciale. Paris, 1972.

Murphy, D.J. ş.a. – J. Sci. Food Agric. 1989, 49, 157–165.

Netzler, M.A. – Recherches sur le determinisme de la floraison de cultivars de *Brassica Napus* var. *Oleifera* en conditions controlées. These de 3-eme cycle. Univ. Paris. 1986.

Norton, G., Harris, J.F. – Planta (Berlin), 1975, 123, 163–174.

Okuyama, Y. ş.a. – Bull. Tohoku Nat. Agr. Exp. Stat. 1993, 87, 1–20.

Osborn, T.C. – Theor. Appl. Genet. 1995, 90, 727–732.

Paul, N.K. – Bangladesh J. Sci. Res. 1993, 11, 27–30.

Pechan, P.N. ş.a. – J. Agric. Sci. Camb. 1980, 95, 25–27.

Perry, S.E. ş.a. – Plant. Cell. 1996, 8, 1987–1989.

Podimatas, I.K. – Georgiki-Erevna. 1989, 13, 25–33.

Potfer, J.P. ş.a. – Physiologie et elaboration du rendement. Colza. Paris,1988, 47–53.

Pouzet, A. ş.a. – 6-eme Congrès Int. sur le Colza. Paris, 1983, 699–713.

Pouzet, A. – Physiologie et elaboration du rendement. Colza. Paris, 1988, 143–158.

Quillere, I. – Quelques aspects de la dynamique des reserves en relation avec la croissance chez le Colza d'hiver. These Docteur Ingineur. Univ. Nancy, 1986.

Quillere, I., Triboi-Blondel, A.M. – Physiologie et elaboration du rendement. Colza. Paris, 1988, 54–58.

Quillere, I., Triboi-Blondel, A.M. – Physiologie et elaboration du rendement. Colza. Paris, 1988, 73–77.

Ratlege, C. ş.a. – Lipids. 1997, 32, 7–12.

Regnault, Y. ş.a. – Cahier technique. Colza. Maladies. Paris, 1987.

Reviron, M.P. ş.a. – Plant. Physiol. 1992, 100, 1486–1493.

Richards, R.A., Thurling, N. – Aust. J. Agric. Res. 1978, 29, 469–477.

Robelin, M., Triboi, A.M. – 6-eme Congrès Int. sur le Colza. Paris, 1983, 98–109.

Rode, J.C. – Physiologie et elaboration du rendement. Colza. Paris, 1988, 78–90.

Rollier, M. – Proceed. 4 Int. Raspkongress Geesen. 1974, 141–146.

Selvaraj, G. ş.a. – Phytochemistry. 1995, 38, 1143–1146.

Shahidi, F. ş.a. – J. Food Sci. 1990, 55, 1470–1471.

Shaykemich, C.F. – J. Exp. Bot. 1971, 24, 1056–1061.

Shukla, A., Sawhey, V.K. – Phytochemistry. 1997, 44, 377–381.

Sjodahl, S. ş.a. – Eur. J. Biochem. 1991, 196, 617–621.

BCU CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

Skoskiewicz, K. – Hodowla Rosl. Aklimat. Nasienn. 1973, 17, 359–386.

Smolenska-Sym, G. ş.a. – Plant. Growth Regul. 1995, 17, 61–65.

Stroeher, V.L. ş.a. – Plant. Mol. Biol. 1995, 27, 541–557.

Tayo, T.O. – The analysis of the Physiological basis of yield in ailseed rape. Ph. D. Thesis. Univ. Cambridge.

Tayo, T.O., Morgan, D.G. – J. Agric. Sci. Camb. 1975, 85, 103–110.

Thormann, C.E. ş.a. – Theor. Appl. Genet. 1996, 93, 282–286.

Tittonel, E.D. ş.a. – Information Techniques CETIOM. Paris, 1982, 78, 15–24.

Tittonel, E.D. – Physiologie et elaboration du rendement. Colza. Paris, 1988, 59–67.

Tittonel, E.D. ş.a. – Physiologie et elaboration du rendement. Colza. Paris, 1988, 68,72.

Triboi-Blondel, A.M. – Physiologie et elaboration du rendement. Colza. Paris, 1988, 106–11.

Triboi-Blondel, A.M. – Physiologie et elaboration du rendement. Colza. Paris, 1988, 111–120.

Triboi-Blondel, A.M. – Physiologie et elaboration du rendement. Colza. Paris, 1988, 130–133.

Triboi-Blondel, A.M., Raibaillier, D. – Physiologie et elaboration du rendement. Colza. Paris, 1988, 140–142.

Tzen, J.T.C. ş.a. – Plant. Physiol. 1993, 101, 267–276.

Vartanian, N. – Influence des facteurs hydriques de l'environnement sur le systeme racinaire. These Doct. Etat. Universite Paris, 1977.

Waren-Wilson, J. – în Crop Processes in Controlled Environments. Londra, New York, 1972.

Weselake, R.J. – Plant. Physiol. 1993, 102, 565–571.

Xue, A. ş.a. – Plant. Mol. Biol. 1995, 27, 863–874.

Yu, K. ş.a. – The Plant. Cell. 1996, 8, 2369–2380.

Zaniewich, K.P., Rood, S.B. – J. Plant. Growth Regul. 1993, 12, 41–46.

Zaniewich, K.S., Rood, S.B. – Plant. Physiol. 1995, 108, 615–621.

Zhou, W., Xi, H.J. – J. Plant. Growth Regul. 1993, 12, 157–161.

BCU IAŞI UNIVERSITY LIBRARY

Capitolul 10
GOSSYPIUM Spp. L. (BUMBACUL)

Bumbacul este cea mai importantă plantă textilă, dar cu pondere mai mică în agricultura României. Este o specie perenă, xerofită, adaptată la condiţiile din zonele aride.

10.1. Fiziologia germinării seminţelor

Seminţele de bumbac sunt mici, acoperite cu fibre celulozice şi au capacitatea de reglare a deschiderii chalazei (Mac Artur ş.a., 1986). Endospermul formează un strat subţire, iar cea mai mare parte a masei seminţelor este alcătuită din cele două cotiledoane, care înconjoară axa hipocotilă (Trap, 1960).

Germinarea seminţelor este inhibată de gradul ridicat de impermeabilizare a tegumentului şi a fibrelor celulozice. Din această cauză, înlăturarea fibrelor cu acid sulfuric concentrat (Christiansen şi Moore, 1959) sau imersia seminţelor în apă cu temperatura de 80 °C timp de două minute (Walhoold, 1956) stimulează procesul de germinare.

Umectarea învelişului seminal determină creşterea de două ori a dimensiunii chalazei, ceea ce favorizează penetrarea apei în seminţe şi imbibiţia coloizilor celulari. Acest proces generează presiunea de imbibiţie care determină ruperea tegumentului seminal, favorizând pătrunderea apei şi a oxigenului spre ţesuturile interioare ale seminţelor.

Procesul de germinare este influenţat negativ de temperaturile coborâte, textura grea a solului, de stresul hidric şi de carenţa în substanţe minerale (Powell şi Morgan, 1970).

Hidratarea seminţelor înainte de semănat, la o umiditate de peste 40–45 % din greutatea proaspătă, determină stimularea procentului

de germinare, răsărirea uniformă şi sporirea vigorii plantelor (Mac Artur, 1986).

Temperatura minimă pentru germinarea seminţelor este de 12 °C (Iakuskin, citat de Bîrnaure, 1992).

Procesul de germinare durează circa 4–5 zile, în cazul semănării la adâncimea de 2–3 cm, în condiţii de temperatură ridicată (35 °C), sol cu textura mijlocie şi cu umiditate suficientă. În condiţii normale, durata perioadei de la semănat la răsărit este de 10–12 zile (Bîlteanu, 1992).

În timpul perioadei de imbibiţie, când permeabilitatea membranelor plasmatice nu s-a refăcut, o parte din substanţele solubile din celule: ioni, hexoze, aminoacizi etc. difuzează în soluţia solului. Acest proces este stimulat de temperaturile coborâte, anaerobioză şi de pH-ul scăzut (Christiansen ş.a., 1970).

Principala substanţă de rezervă din seminţele de bumbac o reprezintă lipidele. Lipaza descompune preferenţial lipidele care conţin acizi linoleic şi palmitic (Jashi şi Doctor, 1975). Acetil CoA rezultată din biodegradarea acizilor graşi, proces ce se desfăşoară în glioxizomi, este utilizată în ciclul acidului glioxilic. Activitatea izocitrat liazei din seminţele germinate poate fi corelată cu activitatea acestui ciclu, din care rezultă succinat, care este folosit în procesul de gluconeogeneză (Mahapatra ş.a., 1970).

Fosforul provenit din ortofosfat este utilizat pentru sinteza fosfatidil etanolaminei, fosfatidil colinei sau a fosfatidil inozitolului, care sunt utilizaţi în refacerea structurii membranelor plasmatice. Lipsa ortofosfatului în această perioadă poate fi dăunătoare procesului de refacere a membranelor plasmatice (Ergle şi Guinn, 1959). Chapman şi Trelease (1991) au precizat că situsul primar de biosinteză a fosfatidil colinei şi fosfatidil etanolaminei este reticulul endoplasmatic din celulele cotiledoanelor şi complexul Golgi din celulele endospermului.

În timpul procesului de germinare a seminţelor de bumbac are loc o redistribuire a acizilor nucleici, care constă în scăderea conţinutului din cotiledoane şi acumularea în embrion. Conţinutul de ADN nuclear este relativ constant şi sinteza unui nou ADN are loc târziu, pe parcursul procesului de germinare a seminţelor. ARNm se conservă în seminţele aflate în starea de repaus vegetativ (dormanţă) şi se sintetizează "de novo", în primele etape ale procesului de germinare a seminţelor de bumbac (Waters şi Dure, 1966).

Ihle şi Dure (1972) au constatat că ARNm care se găseşte în seminţe înaintea imbibiţiei codifică biosinteza proteazelor implicate în procesul de biodegradare a proteinelor de rezervă, care sunt depozitate în veziculele proteice. Alături de proteine (57,7 %), în aceste vezicule se mai găseşte: 10,1 % apă, 9,0 % glucide, 2,4 % potasiu, 2,3 % fosfor organic etc. (Lui şi Altschul, 1967). În această etapă a procesului de germinare s-a determinat creşterea activităţii protezei acide şi a carboxipeptidazei.

Ribozomii se păstrează activi în seminţele aflate în repaus vegetativ, iar sinteza ARNr poate avea loc în primele etape ale procesului de germinare (Walbott ş.a., 1974). Biosinteza proteinelor în primele 6 ore de la imbibiţie se realizează cu participarea ARNm şi a ribozomilor preexistenţi (Hammett şi Katterman, 1975), iar după 6 ore acest proces se realizează cu participarea unui nou ARNm.

Substanţele de rezervă din cotiledoane, biodegradate la compuşi simpli, sunt translocate spre embrion, unde sunt utilizate în procesul de creştere. După Black şi Altschull (1965), tulpiniţa embrionului are un efect stimulator asupra mobilizării substanţelor de rezervă din cotiledoane.

După ruperea pericarpului seminal, rădăciniţa penetrează în sol, având o creştere geotrop pozitivă, în timp ce creşterea geotrop negativă a axei hipogee determină împingerea cotiledoanelor la suprafaţa solului. Expunerea la lumină a cotiledoanelor stimulează procesul de sinteză a pigmenţilor clorofilieni în etioplaste şi transformarea acestora în cloroplaste (Brautner şi Dure, 1975). Ca urmare, cotiledoanele se colorează în verde înainte de epuizarea substanţelor de rezervă din sămânţă.

Suprafaţa cotiledoanelor este dependentă de umiditatea solului şi variază între 5,23 cm^2 la umiditatea de 45 %, 7,47 cm^2 la umiditatea de 65 % şi 7,59 cm^2 la umiditatea de 80 % (Bîrnaure, 1992). Intensitatea procesului de fotosinteză din cotiledoane a avut valoarea maximă după o zi, după care a scăzut mai întâi rapid şi apoi mai lent timp de 42 de zile (Lane şi Hesketh, 1977).

10.2. Fiziologia creşterii plantelor de bumbac

Radicula embrionului dă naştere sistemului radicular al plantei alcătuit dintr-o rădăcină pivotantă care pătrunde până la adâncimea de 2,5 m şi se ramifică într-un volum de sol ce depăşeşte 11 m^3 (Bîrnaure, 1992).

Primordiile rădăcinilor secundare se formează la aproximativ 12 cm de apexul rădăcinii primare, iar rădăcinile terţiare se formează la 5 cm de apexul rădăcinilor secundare (Mac Artur, 1986).

Viteza de creştere a rădăcinii principale este de 2,5 cm/zi, iar a celor laterale este relativ mai mică (Bassett ş.a., 1970). În timpul maturării capsulelor, viteza de creştere a rădăcinii scade, datorită transportului preferenţial al asimilatelor spre fructe şi seminţe (Trouse, 1970).

Viteza de creştere a rădăcinii este influenţată de temperatură, umiditate, de structura şi compoziţia chimică a solului. La temperatura de 30 °C, viteza de creştere a rădăcinii este de 1,6 ori mai mare comparativ cu cea realizată la temperatura de 18 °C.

Viteza de transport al substanţelor prin rădăcină este dependentă de rezistenţa hidraulică a acesteia. Determinările efectuate de Yang şi Grantz (1996), la plantule de bumbac cu suprafaţa foliară de 0,05–0,25 m^2/ plantă, au evidenţiat existenţa în xilemul rădăcinii a unui potenţial hidric de –0,5... –2,5 MPa, iar conductibilitatea hidrică a întregului sistem radicular al plantei a crescut o dată cu valoarea acesteia.

Tulpina plantei de bumbac este erectă, lignificată la bază şi formează un arbust cu înălţimea de 40–80 cm.

Ramificaţiile tulpinii, formate la subsuoara primelor 2–4 frunze, sunt vegetative , iar ramificaţiile următoare sunt fructifere. Creşterea ramurilor variază în funcţie de formele de bumbac şi poate fi determinată când ramurile sunt alcătuite dintr-un singur internod care are 1–3 flori terminale, şi nedeterminată, când ramurile au mai multe internoduri, iar florile au poziţia laterală.

Creşterea plantelor de bumbac este dependentă de activitatea meristemelor axilare şi laterale, care la rândul ei este controlată pe cale trofică şi hormonală, în interacţiune cu factorii mediului ambiant.

Când plantele au o producţie mare, creşterea meristemelor vegetative este încetinită, iar planta îşi diminuează ritmul de creştere. Precocitatea soiurilor este determinată în principal de creşteri vegetative cât mai reduse, respectiv de formarea de simpodii finite (tipul cluster) sau de apariţia florilor direct pe tulpina principală.

Frunzele sunt reprezentate iniţial de cele cotiledonale. După 10–12 zile de la semănat, apar primele frunze adevărate care sunt simple, nelobate. Restul frunzelor au 3–7 lobi, sunt peţiolate şi au la bază două stipele care cad timpuriu (Bîlteanu, 1992). Faţa supe-

rioară a limbului este slab păroasă, iar pe cea inferioară se găsesc numeroşi perişori.

Ritmul de formare a frunzelor este dependent de temperatură. Intervalul dintre formarea a două frunze pe tulpina principală este de 2,2 zile la 30 °C şi 5 zile la 20 °C. Pe ramurile fructifere două frunze succesive se formează după 9,5 zile la 20 °C şi 6 zile la 30 °C (Reddy ş.a., 1997).

Suprafaţa limbului creşte de la frunzele situate la baza plantei spre cele superioare, după care descreşte spre frunzele din vârful plantei (Radin şi Parker, 1979). În ceea ce priveşte grosimea frunzelor, aceasta este mai mare la cele bazale şi descreşte la frunzele situate în zona apicală (Gausman ş.a., 1971).

Suprafaţa asimilatoare la o plantă cu 14 frunze aflată în faza de îmbobocire este de 714 cm^2, iar indicele suprafeţei foliare la o densitate de 180 000 plante/ha este de 1,2–1,3 (Bîlteanu, 1992).

Suprafaţa foliară are o importanţă deosebită în ceea ce priveşte eficienţa utilizării apei şi sinteza compuşilor organici, ceea ce se repercutează asupra producţiei. Deficitul hidric şi carenţa de azot determină scăderea numărului de ramificaţii ale tulpinii şi ale suprafeţei foliare totale cu 50 % şi, respectiv, 40 %. Carenţa de azot sporeşte sensibilitatea frunzelor la deficitul hidric (Fernandez ş.a., 1996).

Temperatura optimă pentru creşterea frunzelor variază între 30 şi 33 °C (Baker, 1969).

Indicele suprafeţei foliare a plantelor de bumbac cu densitatea de 10–15 plante/ m^2 variază între 4,0 şi 4,5 (Heitholt, 1994). După 45 de zile de la semănat, indicele suprafeţei foliare s-a corelat negativ cu producţia de fibre (Heitholt şi Meredith, 1998).

Numărul de stomate pe unitatea de suprafaţă foliară creşte de la frunzele bazale spre cele apicale, pe ambele feţe ale acestora (Nagarejah, 1975). Stresul salin poate modifica densitatea stomatelor, dar creşterea numărului lor spre zona apicală se menţine (Gausman şi Cardenas, 1968).

Intensitatea procesului de fotosinteză, determinată de Bohling şi Burnside (1956) la plantele de bumbac cultivate în Ohio – SUA, a fost de 20 mg $CO_2/dm^2/h$. Valoarea determinată de Troughton (1969), la plantele cultivate la Canbera – Australia, a variat între 40 şi 50 mg $CO_2/dm^2/h$.

Constable şi Rawson (1980) au determinat intensitatea procesului de fotosinteză la soiul de bumbac *Deltapine-16* cultivat în seră şi au

constatat că fotosinteza netă a frunzei a 5-a este de 0,18 mg $CO_2/m^2/s$, la frunza a 7-a creşte la 1,08 mg $CO_2/m^2/s$, iar la frunza a 9-a scade la 0,40 mg $CO_2/m^2/s$.

La o intensitate luminoasă de 42,0 E/ m^2/ zi, intensitatea procesului de fotosinteză este de 27,1 $\mu mol/m^2/s$.

Fotosinteza netă atinge valoarea maximă când frunzele au realizat 75–90 % din suprafaţa lor maximă (Constable şi Rawson, 1980). Activitatea maximă a fotosistemului I din cloroplaste a fost determinată la începutul perioadei de înflorire (Krasichkova ş.a., 1977).

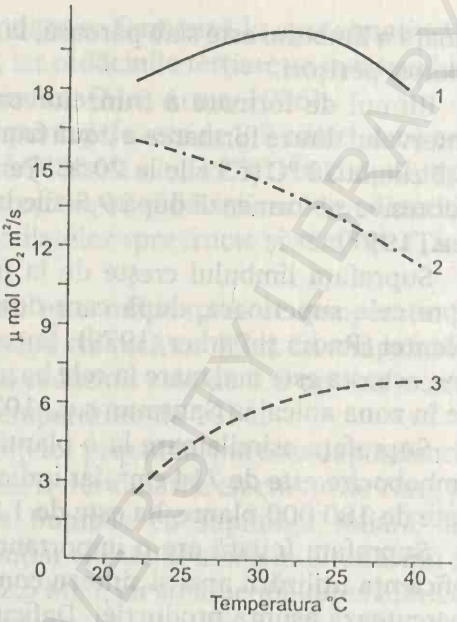

Fig. 10.1. Intensitatea fotosintezei brute(1), nete (2) şi a fotorespiraţiei (3) frunzelor de bumbac expuse la diferite temperaturi (Perry ş.a., 1983)

Factorii mediului ambiant au o influenţă hotărâtoare asupra intensităţii procesului de fotosinteză.

Perry ş.a. (1983) au stabilit că intensitatea maximă a procesului de fotosinteză are loc la temperaturi cuprinse între 32 şi 34 °C (*Fig. 10.1.*).

Stresul hidric care determină un potenţial hidric foliar de – 5 bari afectează reacţia Hill şi prin aceasta intensitatea procesului de fotosinteză (Vieira de Silva, 1972). Rezultate similare (*Fig. 10.2.*) au obţinut Perry ş.a. (1983). Faver ş.a. (1996) au constatat că în condiţii de stres hidric potenţialul hidric foliar ajunge la –1,5 MPa, valoare la care are loc închiderea stomatelor, ceea ce diminuează ritmul de pătrundere a dioxidului de carbon în frunze.

Baker ş.a. (1972) au constatat că sporirea cantităţii de radiaţii luminoase recepţionate de frunzele de bumbac determină intensificarea procesului de fotosinteză (*Fig. 10.3.*). În cazul plantelor crescute la intensităţi luminoase reduse, procesul de fotosinteză are o intensitate scăzută.

Hutmacher şi Krieg (1983) au precizat că modificarea conductibilităţii stomatelor şi a concentraţiei de dioxid de carbon nu produce modificări liniare ale intensităţii procesului de fotosinteză, ceea ce demonstrează că stomatele nu au o importanţă majoră în reglarea acestui proces.

Conductibilitatea stomatelor variază în funcţie de poziţia frunzelor pe plantă. Cercetările efectuate de Constable şi Rawson (1980) au precizat că valoarea conductibilităţii stomatelor este mică la frunzele situate la nodul al 5-lea (0,61 mm/s), creşte la frunzele situate la nodul al 7-lea (10,7 mm/s) şi scade din nou la frunzele situate la nodul al 9-lea (1,1 mm/s). Rezistenţa stomatelor la difuzia dioxidului de carbon creşte în condiţiile unui stres hidric (El Sharkway şi Hesketh, 1964). Determinările efectuate de Hitron şi Zur (1990) au precizat că scăderea potenţialului hidric până la – 1,6 MPa nu determină modificări mari ale conductibilităţii stomatelor. Rezistenţa acestora creşte accentuat la valori ale potenţialului hidric mai mari de – 2,0 MPa, care determină de altfel şi diminuarea intensităţii fotosintezei brute şi a celei nete (Perry ş.a., 1983).

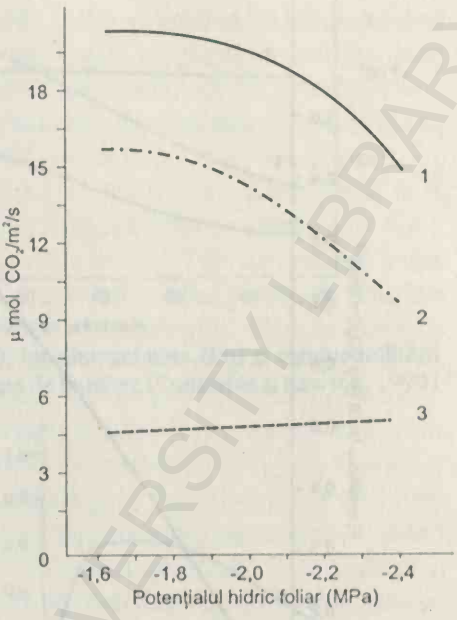

Fig. 10.2. Intensitatea fotosintezei brute(1), nete (2) şi a fotorespiraţiei (3) frunzelor de bumbac, în diferite condiţii de stres hidric (Perry ş.a., 1983)

Dinamica conductibilităţii stomatelor pentru dioxid de carbon, determinată la frunza a 8-a de pe tulpina principală a unei plante de bumbac, şi dinamica fotosintezei nete au o alură similară (*Fig. 10.4.*), după cum au constatat Constable şi Rawson (1980).

Intensitatea procesului de transpiraţie a frunzelor de bumbac are valori scăzute în primele zile după formarea lor, realizează un maximum de 115 mg $H_2O/m^2/s$ după 22 zile şi scade treptat pe parcursul fazelor de maturitate şi de senescenţă (*Fig. 10.5.*).

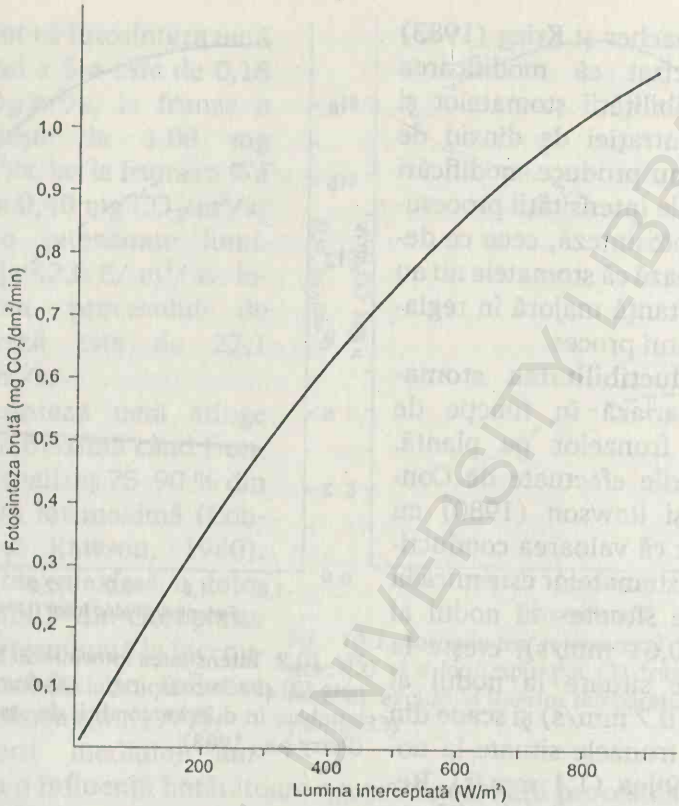

Fig. 10.3. Relaţia dintre fotosinteza brută a frunzelor de bumbac şi intensitatea luminii (Baker ş.a., 1972)

Pierderile de apă pe întreaga perioadă de vegetaţie, prin procesul de evapotranspiraţie ajung la 483,2 mm, cel mai mare consum de apă fiind înregistrat în lunile iunie şi august (Bîlteanu, 1992). Coeficientul de transpiraţie a variat între 231 şi 661.

Intensitatea **procesului de respiraţie** a frunzelor de bumbac are valorile maxime în timpul creşterii în dimensiuni şi scade treptat pe parcursul fazei de maturitate şi de senescenţă.

Perry ş.a. (1983) au determinat intensitatea procesului de **fotorespiraţie** la frunzele de bumbac, constatând o creştere liniară în limitele de temperatură de 22 °C şi 40 °C , la o densitate de saturaţie a fluxului de fotoni. La temperatura de 22 °C fotorespiraţia a reprezentat mai puţin de 15 % din fotosinteza netă, valoare apropiată de a respiraţiei aerobe. La temperatura de 40 °C, fotorespiraţia a reprezentat aproximativ 50 % din fotosinteza netă.

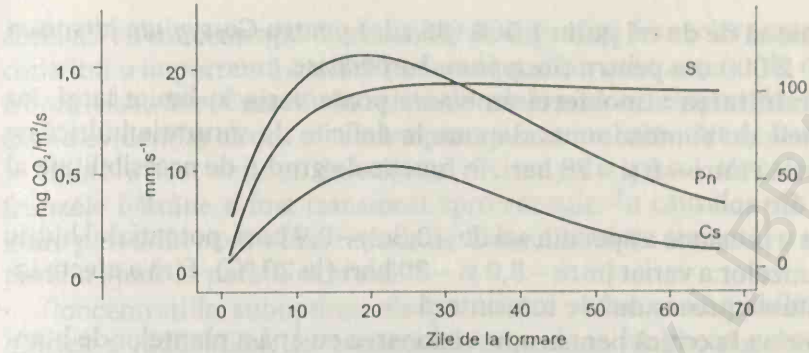

Fig. 10.4. Dinamica suprafeţei foliare (S), fotosintezei nete (Pn) şi conductibilităţii stomatelor (Cs) la frunza a 8-a de pe tulpina de bumbac (Constable şi Rawson, 1990)

În condiţii de stres hidric, ca şi în cazul plantelor care posedă fructificaţii, intensitatea procesului de fotorespiraţie creşte.

Produsele fotosintetizate, reprezentate în principal prin hexoze şi amidon, sunt utilizate în procesul de creştere sau se acumulează în frunzele plantelor de bumbac în proporţie ce variază între 2 şi 16 % din substanţa uscată totală (Guinn şi Hunter, 1968; Guinn şi Mauney, 1971).

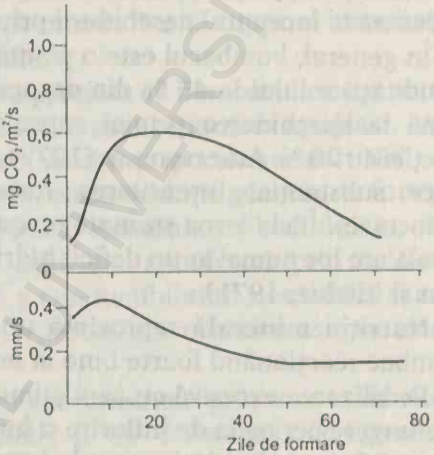

Fig. 10.5. Dinamica intensităţii transpiraţiei şi a conductibilităţii stomatelor din frunzele de bumbac (Constable şi Rawson, 1980)

Creşterea plantelor de bumbac este influenţată de factorii ambianţi.

Temperatura necesară pentru formarea frunzelor variază între 14 şi 17 °C, iar pentru formarea mugurilor floriferi variază între 19 şi 20 °C.

Temperatura optimă pe întreaga perioadă de vegetaţie este cuprinsă între 25 şi 30 °C (Bîlteanu, 1992) şi poate ajunge la 32 °C, la soiurile valoroase. Suma totală a temperaturilor din perioada semănat – recoltat trebuie să fie de cel puţin 3 400 °C.

Intensitatea luminoasă necesară pentru creşterea şi fructificarea plantelor de bumbac trebuie să fie mare. Numărul de ore cu cer senin

trebuie să fie de cel puţin 1 500 (85 zile) pentru *Gossypium hirsutum* şi de 2 000 ore pentru *Gossypium barbadense*.

Umiditatea atmosferei ambiante poate varia în limite largi, iar plantele de bumbac sunt adaptate la deficite de saturaţie hidrică ce pot varia între – 6 şi – 28 bari, în funcţie de gradul de accesibilitate al apei din sol.

La o presiune a apei din sol de – 0,3.... – 0,9 bari, potenţialul hidric al frunzelor a variat între – 8,0 şi – 20 bari (la 20 °C), fără a afecta intensitatea procesului de fotosinteză.

Perioada critică pentru aprovizionarea cu apă a plantelor de bumbac începe cu 7–10 zile înainte de îmbobocit şi se întinde pe parcursul înfloririi şi formării capsulelor. Cea mai mare cantitate de apă este necesară la începutul deschiderii primei capsule.

În general, bumbacul este o plantă rezistentă la secetă. Scăderea umidităţii solului la 45 % din capacitatea de câmp, timp de 47 zile până la deschiderea primei capsule, determină diminuarea producţiei cu 20 %. Ackerson ş.a. (1977) au constatat că stresul hidric reduce substanţial intensitatea fotosintezei şi activitatea nitrat-reductazei. Închiderea stomatelor este doar parţială, iar închiderea totală are loc numai la un deficit hidric al frunzelor de – 27 bari (Jordan şi Ritchie, 1971).

Nutriţia minerală reprezintă un factor important, plantele de bumbac reacţionând foarte bine la fertilizare.

Fertilizarea excesivă cu azot stimulează creşterile vegetative, dar prelungesc perioada de înflorire şi întârzie maturitatea. Doza optimă variază între 112–135 kg azot la hectar (Waddle, 1984), iar reducerea nitraţilor are loc la nivelul rădăcinii şi a tulpinii. Necesarul de azot al plantelor de bumbac este mare, în special în faza de reproducere, când din frunze spre capsule se translocă cantităţi mari de compuşi azotaţi. Aceasta determină diminuarea activităţii fiziologice şi senescenţa frunzelor. Azotul stimulează creşterile vegetative şi întârzie fructificarea. Fosforul stimulează formarea organelor reproducătoare, grăbeşte înfloritul şi îmbunătăţeşte calitatea fibrelor, în timp ce potasiul influenţează creşterea sistemului radicular şi calitatea fibrelor.

Bondada ş.a. (1997) au aplicat stropiri foliare cu uree ^{15}N, ca fertilizare suplimentară pentru plantele de bumbac. Determinările efectuate au evidenţiat că 80 % din azot a fost absorbit de frunzele tinere cu vârsta de până la 20 de zile, iar 27–38 % a fost absorbit de frunzele în vârstă de 60 de zile. Diminuarea absorbţiei foliare a azotului este

corelată cu concentraţia de ceruri de pe suprafaţa frunzelor, care pot constitui o importantă barieră pentru absorbţia substanţelor de către frunzele bătrâne. Cercetările referitoare la translocarea azotului marcat au evidenţiat că cea mai mare parte din azotul absorbit de frunzele tinere a fost reţinut de acestea, în timp ce azotul absorbit de frunzele bătrâne a fost translocat spre capsule. În capsule, cea mai mare parte din azot a fost reţinut de fibre şi seminţe şi numai o mică parte a ajuns la pereţii capsulei.

Concentraţiile suboptime ale potasiului reduc conductibilitatea hidrică a rădăcinilor. În consecinţă, se reduce lungimea acestora, substanţa uscată din rădăcină şi tulpină, creşterea frunzelor, scade potenţialul hidric al frunzelor şi intensitatea transpiraţiei.

Perioada critică pentru nutriţia minerală este cuprinsă între îmbobocit şi formarea primelor capsule.

Brugnoli şi Lautieri (1991) au precizat că bumbacul este o plantă rezistentă la salinitate. Ionii de sodiu sunt reţinuţi în apoplast, sunt transportaţi în vacuole cu ajutorul unui transportor antiport $Na^+ - H^+$ antiport, sau pe baza gradientului electrochimic generat de funcţionarea H^+–ATP-ază (Lin ş.a., 1997). Acumularea sodiului în citoplasmă în condiţiile stresului salin s-a manifestat prin scăderea ritmului de creştere a frunzelor, a conductibilităţii stomatelor şi activităţii enzimatice, ceea ce are repercusiuni negative asupra intensităţii fotosintezei.

Gossett ş.a.(1994) au studiat mecanismele prin care soiul *Acala* rezistă la condiţiile de salinitate şi au constatat o creştere de 121–215 % a activităţii catalazei şi de 312–420 % a activităţii glutationreductazei, în timp ce peroxidarea lipidelor se reduce cu 51 %. Autorii consideră că soiurile rezistente la salinitate au o capacitate antioxidantă mai mare şi un ciclu ascorbat-glutation mai activ.

10.3. Translocarea substanţelor în plantele de bumbac

Substanţele fotosintetizate, reprezentate în principal prin zaharoză şi aminoacizi, sunt transportate spre zonele cu cele mai mari cerinţe: în faza de tinereţe spre organele în creştere, iar în faza de maturitate, spre fructe şi seminţe.

Translocarea substanţelor fotosintetizate pe parcursul unei zile nu a putut fi corelată cu intensitatea procesului de fotosinteză (Hendrix şi Grange, 1991). Transportul nocturn s-a corelat însă cu cantitatea

de amidon acumulată la sfârşitul zilei şi cu respiraţia nocturnă. Frunzele care au acumulat la sfârşitul zilei 275 μg amidon/cm^2 au avut rata translocării nocturne aproape egală cu cea diurnă. Frunzele care au acumulat cantităţi mai mici (50–75 μg/ cm^2) de amidon încetează translocarea asimilatelor pe parcursul nopţii.

Baker ş.a. (1972) consideră că din cantitatea de substanţe energetice transportate spre organele de creştere circa 30–49 % sunt utilizate în procesul de respiraţie.

Transportul substanţelor fotosintetizate în condiţii de stres hidric este preferenţial spre rădăcini (Sabbe şi Cathey, 1969). Din această cauză rădăcinile resimt ultimele efectul stresului hidric.

După ce a avut loc procesul de fecundare şi fructificare, capsulele bătrâne sunt aprovizionate cu prioritate, comparativ cu cele tinere. Aprovizionarea cu prioritate a capsulelor cu fotosintetizate determină încetarea creşterii meristemului apical, probabil datorită competiţiei pentru compuşii organici.

10.4. Fiziologia dezvoltării plantelor de bumbac

Procesul de inducţie florală se realizează sub acţiunea factorilor din mediul ambiant şi este coordonat genetic. După Lang (1952), unele specii de *Gossypium hirsutum* necesită fotoperioade scurte pentru inducţia florală. Hoffmann şi Rawlins (1970) au apreciat că acest proces este controlat de zilele scurte şi apariţia sezonului secetos, în timp ce Phillips (1969) a sugerat că inducţia florală este stimulată de fotoperioadele scurte şi de nopţile cu temperaturi coborâte (15 °C).

Soiurile de *Gossypium barbadense* sunt mai sensibile la durata fotoperioadei, comparativ cu cele de *Gossypium hirsutum* (Low ş.a., 1969).

Mauney (1966) a constatat că pentru unele soiuri temperatura are mai mare efect asupra

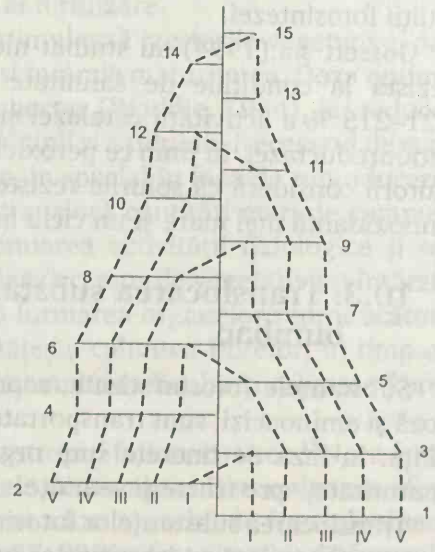

Fig. 10.6. Schema biologiei înfloritului la bumbac

inducţiei florale, comparativ cu durata fotoperioadei sau cu intensitatea luminoasă.

La soiurile de bumbac cu creştere determinată florile se formează la baza frunzelor de pe ramurile laterale şi la nodurile tulpinii principale (Mauney, 1968). Ordinea de formare a florilor este de jos în sus şi de la tulpina principală spre exterior. Succesiunea de deschidere a florilor, după Kondraşev, citat de Bîrnaure (1992), este prezentată în *figura 10.6.*

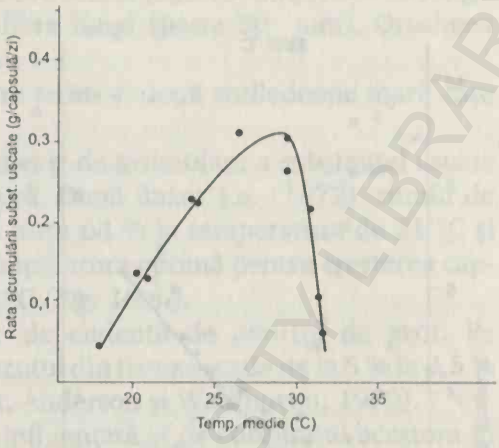

Fig. 10.7. Influenţa temperaturii asupra ratei de creştere a capsulei

Florile sunt scurt pedunculate şi au trei bractee dinţate, 5 sepale, 5 petale albe, gălbui sau crem, concrescute la bază, 5–120 stamine şi un pistil cu ovarul alcătuit din 3, 4 sau 5 carpele, un stil lung şi un stigmat cu 3, 4 sau 5 lobi.

Polenizarea este predominant autogamă, dar florile au şi glande nectarifere pentru a atrage insectele polenizatoare.

Fructul este o capsulă cu 3, 4 sau 5 carpele. În condiţii normale de cultură, *Gossypium hirsutum* formează 3 % capsule cu 3 carpele, 54 % cu 4 carpele şi 43 % cu 5 carpele (Bîlteanu, 1992). Procentul de capsule cu 4–5 carpele creşte o dată cu creşterea umidităţii solului şi de la ramurile inferioare spre cele superioare. Durata de formare a capsulelor şi numărul lor sunt dependente de corelaţia dintre capacitatea fotosintetică a plantei şi cerinţele de asimilate ale capsulelor. În general, după înflorit, capacitatea fotosintetică a frunzelor scade, iar cerinţele capsulelor pentru fotosintetizate cresc. În această situaţie când frunzele de la baza plantelor au intensitate fotosintetică scăzută, capsulele din această zonă se aprovizionează cu asimilate de la frunzele din zona apicală.

La interiorul capsulelor se găsesc 10–40 seminţe cu lungimea de 5–8 mm, care sunt acoperite cu fibre (perişori), alcătuite din celuloză aproape în stare pură. Acestea se diferenţiază 2–3 zile înainte de înflorit şi încep să crească o dată cu înflorirea. Fibrele sunt clasificate

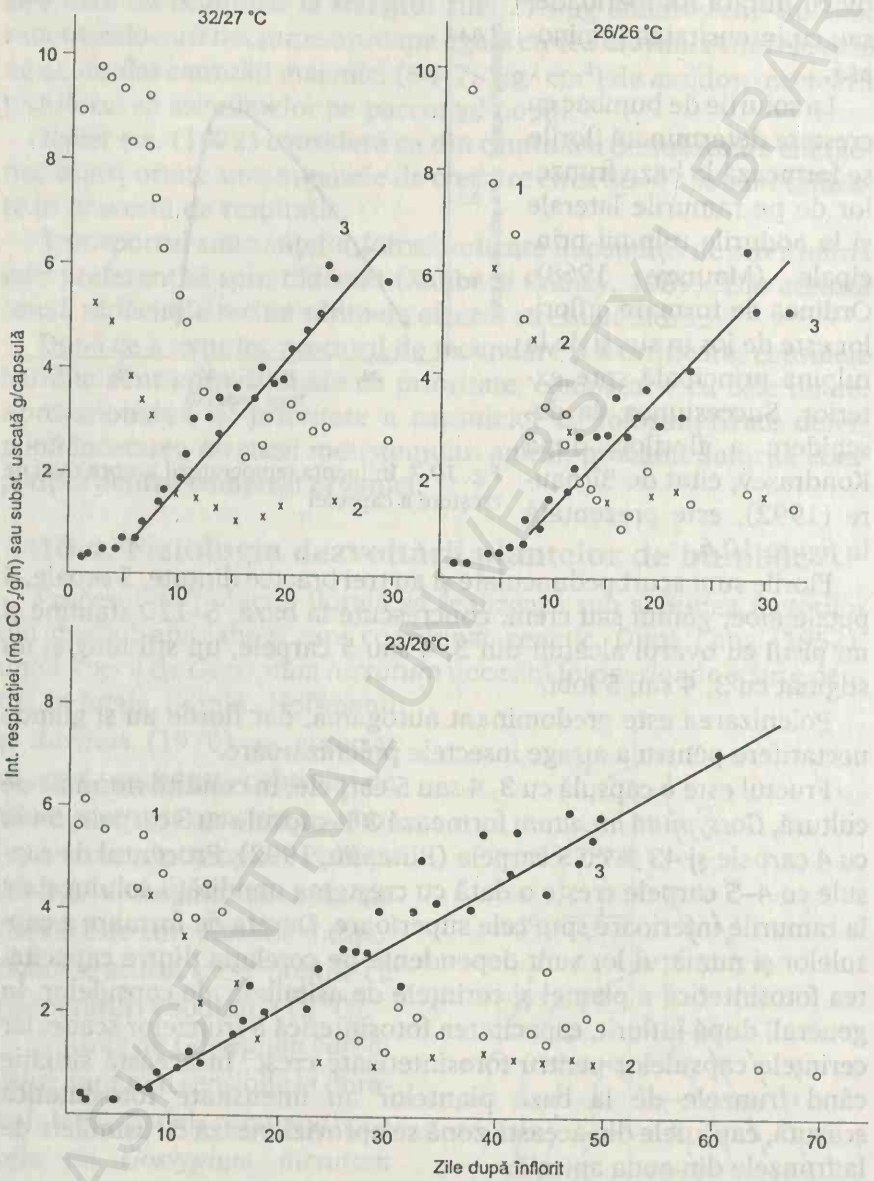

Fig. 10.8. Intensitatea respirației și a acumulării substanței uscate în capsulele de bumbac în trei regimuri de temperatură

în funcţie de lungimea lor în fibre scurte (sub 25 mm), fibre cu lungimea medie (25–30 mm) şi fibre lungi (peste 30 mm). Grosimea acestora este de circa 17 μm.

Sămânţa are un endosperm redus şi două cotiledoane mari, care conţin aproape 23 % lipide.

Ritmul de creştere a capsulei şi de acumulare a substanţei uscate este dependent de temperatură. După Baker ş.a. (1972), ritmul de creştere a capsulelor variază între 68 % la temperatura de 21 °C şi 77 % la 27 °C (*Fig. 10.7.*). Temperatura optimă pentru creşterea capsulelor variază între 27 şi 30 °C (*Fig. 10.8.*).

Creşterea capsulelor este dependentă de aportul de azot. Pe măsura creşterii capsulelor, azotul din frunze scade de la 5 % la 2,5 % din substanţa uscată (Bassett, Anderson şi Werkhoven, 1970).

Creşterea capsulelor este influenţată şi de conţinutul acestora în hormoni. Capsulele conţin o concentraţie maximă de citochinine după 8–9 zile de la fecundare, înainte de a se realiza ritmul maxim de creştere (Sandstedt, 1971). Modificarea raportului hormonal determină şi abscisia frunzelor din apropierea capsulelor, evitându-se astfel umbrirea lor, acest proces fiind stimulat de conţinutul ridicat în etilenă şi acid abscisic şi inhibat de prezenţa citochininelor (Sandstedt, 1971).

Abscisia capsulelor este determinată de conţinutul scăzut de auxină şi ridicat de acid abscisic care stimulează formarea stratului de abscisie (Guinn şi Brummett, 1988) şi de aprovizionarea deficitară cu glucide şi azot (Mason, 1922). Heiholt şi Schmidt (1994), în urma cercetărilor efectuate, au ajuns la concluzia că în acest proces sunt implicaţi şi alţi factori.

Dinamica acumulării substanţei uscate în capsulele de bumbac variază în funcţie de temperatură. Reddy ş.a. (1991) au urmărit efectul alternanţei de temperatură zi–noapte (20/10, 25/15, 30/20 şi 35/25 °C) asupra acumulării substanţei uscate în plantele de bumbac şi au constatat că cea mai mare acumulare (3,11 kg/m^2) se realizează la alternanţa de temperatură: 30 °C ziua şi 20 °C noaptea.

Substanţele de rezervă acumulate în cotiledoanele seminţelor de bumbac sunt reprezentate de: lipide, protide şi fitină. Lipidele se depozitează în oleozomi, formaţi din reticulul endoplasmatic, iar proteinele de rezervă se depozitează în vezicule care se formează din vacuole sau din reticulul endoplasmatic (Dieckert şi Dieckert, 1972).

Pe suprafaţa seminţelor se găsesc peri seminali, care reprezintă fibrele textile. Aceşti peri sunt alcătuiţi dintr-o celulă epidermică alun-

gită a ovulului, care se îngroaşă secundar prin depunerea de celuloză. Iniţial are loc formarea peretelui primar şi creşterea în lungime a fibrei şi ulterior are loc formarea peretelui secundar şi creşterea în grosime. Moleculele de glucoză se leagă între ele prin legături 1,4-β-glicozidice şi se depun sub forma unor inele zilnice. Viteza maximă de depozitare a celulozei se realizează după 21 zile de la fecundare (Anderson şi Kerr, 1938). Mecanismul de polimerizare a glucidelor şi de depunere a moleculelor de celuloză în fibrele de bumbac a fost studiat de Benedict ş.a. (1991). Rezultatele cercetărilor au evidenţiat că greutatea moleculară a polimerilor variază între 5×10^4 şi 2×10^7 şi în general creşte pe parcursul formării pereţilor celulari.

Fibrele celulozice sunt alcătuite din 36 de lanţuri de β-1,4 glucani care sunt acoperite la exterior cu o cuticulă subţire, alcătuită din ceruri. Microfibrilele conţin celuloză în stare cristalină, în proporţie de 58–95 %, şi în stare amorfă. Greutatea moleculară a lanţurilor de celuloză cristalină este de $1,83 \times 10^5$ daltoni (Benedict ş.a., 1994).

Cercetările recente efectuate de Schmutz ş.a. (1996) au precizat că fibrele de bumbac conţin cantităţi mari de ceruri şi suberină. Suberina este alcătuită din monomeri alifatici cu lanţul lung ($C_{22} - C_{24}$), precum şi dintr-o cantitate mare de acid hidroxicinamic şi glicerol. Acizii aromatici formează polimeri liniari, pe când glicerolul formează polimeri în trei dimensiuni, stabilizând 3 axe ale structurii lamelare.

Perii seminali absorb substanţele nutritive prin partea lor bazală, care este în contact cu stratul pigmentat situat sub epidermă. Acest strat, alcătuit din câteva rânduri de celule, este aprovizionat cu substanţe nutritive de către ţesutul liberian (Fryxell, 1963).

Calitatea fibrelor de bumbac este dependentă de numeroşi factori. Din cercetările efectuate de Smith şi Coyle (1997), rezultă că există o corelaţie între producţia pe unitatea de suprafaţă şi rezistenţa fibrelor. Saranga ş.a. (1997) menţionează că fibrele hibrizilor interspecifici de bumbac *Gossypium hirsutul* L. x *Gossypium barbadense* L. conţin o proporţie mare de impurităţi care reduc calitatea acestora. Multe din aceste impurităţi se datoresc prezenţei ovulelor sau a seminţelor avortate.

Fibrele provenite din primele capsule sunt mai lungi şi mai mature, în timp ce fibrele provenite din celelalte capsule sunt scurte şi de calitate inferioară. Heiholt (1997) a urmărit efectul înlăturării capsulelor proximale şi a constatat că plantele de bumbac nu pot realiza ca-

pacitatea maximă de producţie dacă se lasă numai o capsulă la un nod principal al tulpinei, iar calitatea fibrelor nu se îmbunătăţeşte mult, ceea ce determină ca această măsură tehnologică să fie neeconomică.

Depozitarea substanţelor în pereţii celulari este afectată de temperatura coborâtă, dar acest factor poate fi modificat genetic (Haigler ş.a., 1991). Temperatura minimă pentru formarea fibrelor de bumbac este de 15 °C, iar temperatura optimă este de 34 °C (Xie ş.a., 1993).

Producţia de fibre de bumbac este influenţată de tehnologiile de cultură aplicate.

Aprovizionarea cu substanţe minerale constituie un factor prioritar. După datele lui Angelini, citat de Bîrnaure (1992), pentru 100 kg de bumbac brut sunt necesare 2,25 kg N, 0,90 kg P_2O_5, 0,94 kg K_2O şi 0,40 kg MgO.

Bondada ş.a. (1996) au precizat că fertilizarea solului a determinat creşterea suprafeţei foliare de la 1 010 cm^2/ plantă la varianta nefertilizată, la 2 020 cm^2/ plantă la varianta fertilizată cu 110 kg N/ ha şi totodată creşterea numărului de capsule de la 5,8 la 11,0 capsule pe plantă la varianta fertilizată.

Densitatea optimă de cultură este de 160 000 plante/ha, condiţii în care se poate obţine o producţie de 1 370 kg bumbac brut (Cărpinişan, 1983), iar în câmpurile experimentale se ajunge până la o producţie de 3 000 kg bumbac brut. Hawkins şi Peacock (1973) nu au constatat diferenţe în ceea ce priveşte procentul de fibre şi calitatea acestora în cazul culturilor cu densitatea de 128 000–256 000 plante/ hectar.

Jones şi Wells (1997) au precizat că la densitatea de 2 plante/ m^2 plantele au creşteri vegetative mari, momentul de maximă înflorire a fost întârziat cu 16 zile, dar numărul de capsule şi numărul de flori tardive a fost mai mare.

Stresul hidric reduce suprafaţa foliară şi activitatea fotosintetică, constituind un factor limitativ pentru producţie (Faver ş.a., 1996).

O dată cu realizarea maturităţii de recoltare a capsulelor încep să se manifeste şi simptomele de senescenţă la frunze. Primele simptome se manifestă la cloroplaste şi constau în separarea celor două membrane, scăderea ritmului de transport al electronilor prin lanţul transportor de electroni din membrana internă şi intensificarea procesului de biodegradare a ribulozo-1,5-difosfat carboxilazei/oxidăză.

În acelaşi timp, creşte permeabilitatea tonoplastului, volumul vacuolei, iar intensitatea procesului de respiraţie scade.

Abscisia frunzelor este stimulată de biosinteza etilenei. Grossman (1991) a constatat că citochininele stimulează biosinteza etilenei şi în consecinţă favorizează abscisia frunzelor.

BIBLIOGRAFIE

Ackerson, R.C. ş.a. – Crop Sci. 1977, 17, 81–84.

Anderson, D.B., Kerr, T. – Ind. Eng. Chem. 1938, 30, 48–54.

Baker, D.N., Muhre, D.L. – Physiol. Plant. 1969, 22, 1043–1049.

Baker, D.N. ş.a. – Crop Sci. 1972, 12, 431–435.

Basset, D.M., Stokton, J.R., Dickens, W.L. – Agron. J. 1970, 62, 200–203.

Basset, D.M., Anderson, J.R., Werkhowen, C.H.E. – Agron. J. 1970, 62, 299–303.

Benedict, C.R. ş.a. – Crop Sci. 1994, 34, 147–151.

Benedict, C.R. ş.a. – Plant. Physiol.1991, 96, 38.

Bîlteanu, G. – Fitotehnie, Bucureşti, 1993.

Black, H.S., Altschull, A.M. – Biochem. Biophys. Res. Commun. – 1965, 19, 661–664.

Bohning, R.H., Burnside, C.A. – Amer. J. Bot. 1956, 43, 557–561.

Bondada, B.R. ş.a. – Crop Sci. 1997, 37, 87–811.

Brantner, J.H., Dure, L.S. – Biochem. Biophys. Acta. 1975, 414, 99–114.

Brown, K.H. – Ann. Bot. 1968, 32, 703–713.

Brugnoli, E., Lauteri, M. – Plant. Physiol. 1991, 95, 628–635.

Chapman, K.D., Trelease, R.N. – Plant. Physiol. 1991, 95, 69–76.

Christiansen, M.N., Moore, R.P. – Agron. J. 1959, 51, 582–584.

Christiansen, M.N. ş.a. – Plant. Physiol. (Lancaster), 1979, 46, 53–56.

Constable, G.A., Rawson, H.M. – Aust. J. Plant. Physiol. 1980, 7, 89–100.

Delmer, D.P. ş.a. – Plant. Physiol. 1991, 95, 556–563.

Dieckert, J.W., Dieckert, M. – în Seed Proteins. Inglett edit. Westport, 1972.

Elmore, C.D. ş.a. – J. Ariz. Acad. Sci. 1967, 4, 215–219.

El Sharkawy, M., Hesketh, J.D. – Crop Sci. 1965, 5,517–521.

Ergle, D., Guinn, G. – Plant. Physiol. 1959, 34, 476–479.

Evans, L.T. – Crop Physiology. Cambridge, Londra, New York, Melburne, 1975.

Faver K.L. ş.a. – Crop Sci. 1996,36, 992–998.

Fernandez, C.J. ş.a. – Crop Sci. 1996, 36, 1224–1233.

Fox, J.E. – în Physiology of Plant. Growth and Development Wilkins edit. New York, 1969.

Fry, K.E. – Plant. Physiol.1970, 45, 465–469.

Fryxell, P.A. – Bot. Gaz. 1963, 124, 196–199.

Gaastra, P. – Meded. Landbouwhogesch. Wageningen. 1959, 59, 1–69.

Gausman, H.W., Cardenas, R. – Agron. J. 1968, 60, 566–567.

Gausman, H.W. ş.a. – Agron.J. 1971, 63, 465–469.

Grossman, K. – Plant. Physiol. 1991, 95, 234–237.

Guinn, G., Hunter, R.E. – Crop Sci. 1968, 8, 67–70.

Guinn, G., Brummett, D.L. – Plant. Physiol. 1988, 87, 629–631.

Haigler, C.H. ş.a. – Plant. Physiol. 1991, 95, 88–96.

Hammett, J.R., Katterman, F.R. – Biochemistry. 1975, 14, 4375–4379.

Hawkins, B.S., Peacock, H.A. – Agron. J. 1971, 65, 47–51.

Heitholt, J.J., Schmidt, J.H. – Crop Sci. 1994, 34, 125–131.

Heitholt, J.J. – Crop Sci. 1994, 34, 1291–1297.

Heitholt, J.J. – Crop Sci. 1997, 37, 826–832.

Heitholt, J.J., Meredith, W.R. – Crop Sci. 1998, 38, 643–648.

Hendrix, D.J., Grange, R.I. – Plant. Physiol. 1991, 95, 228–233.

Hesketh, J.D. – Austr. J. Biol. Sci. 1968, 21, 235–241.

Hesketh, J.D., Baker, D.N., Duncan, W.J. – Crop Sci. 1972, 12, 436–439.

Hitron, O., Zur, B. – Biotronics. 1990, 19, 39–48.

Hoffman, G., Rawlins, S.R. – Crop Sci. 1970, 10, 721–723.

Hutmacher, R.B., Krieg, D.R. – Plant. Physiol. 1983, 73, 658–661.

Ihle, N., Dure, L.S. – J. Biol. Chem. 1972, 247, 5048–5055.

Jarvis, P.G., Statyer, R.O. – Planta (Berlin), 1970, 90, 303–322.

Jones, J.W. ş.a. – Crop Sci. 1974, 14, 530–542.

Jordan, W.R., Ritchie, J.T. – Plant. Physiol. 1971, 48, 783–788.

Joshi, A.C., Doctor, V.M. – Lipids. 1975, 10, 191–194.

*Kepper, B.*ş.a. – Plant. Physiol. 1971, 48, 683–685.

Koniger, M., Winter, K. – Agronomie, 1993, 13, 659–668.

Krasichkova, G.V. ş.a. – Dokl. Akad. Nauk Tadj. SSR. 1977, 20, 54–56.

Lane, H.C., Hesketh, J.D. – Amer. J. Bot. 1977, 64, 786–790.

Lang, A. – Ann. Rev. Plant. Physiol. 1952, 3, 265–306.

BCU CLUJ UNIVERSITY LIBRARY

Lewis, C.F., Richmond, T.R. – Genetics. 1960, 45, 79–85.

Lin, H. ş.a. – Crop Sci. 1997, 37, 190–197.

Low, A. ş.a. – Cott. Gr. Rev. 1969, 46, 181–188.

Lui, N.S.T., Altschul, A.M. – Arch. Biochem. Biophys. 1967, 121, 678–684.

Mason, T.G. – Ann. Bot. (Londra), 1922, 36, 457–483.

Mauney, J.R. – J. Expt. Bot. 1966, 17, 452–459.

Mauney, J. – în Advances in Production and Utilisation of Quality Cotton. Elliot edit. Iowa, 1968, 23–40.

Mauney, J.R., Phyllips, L.L. – Bot. Gaz. 1963, 124, 278–283.

McArthur, J.A., Hesketh, J.D., Baker, D.N. – în Crop Physiology. Evans edit. Cambridge, Londra, New York, Melburne, 1975, 297–325.

Michael, A.J., Wells, R. – Crop Sci. 1997, 37, 797–802.

Mohapatra, N. ş.a. – Biochem. Biophys. Res. Comm. 1970, 40, 1253–1258.

Muramoto, H. ş.a. – Crop Sci. 1971, 11, 589–591.

Muramoto, H. ş.a. – Proc. Cotton Physiol. Defoliation Conf. 1967, 161–165.

Nagarajah, S. – Physiol. Plant. 1975, 34, 62–66.

Namken, L.N. – Soil Sci. Soc. Amer. Proc. 1964, 28, 12–15.

Perry, S.W. ş.a. – Plant. Physiol. 1983, 73, 662–665.

Phyllips, I.D.J. – în Physiology of Plant. Growth and Development. Wilkins edit. New York, 1969, 163–202.

Pinkas, L.L.H.– Crop Sci. 1972, 12, 465–466.

Powell, R.D., Morgan, P.W. – Plant. Physiol. 1970, 54, 548–552.

Radin, J. W., Parker, L.L. – Plant. Physiol. 1979, 64, 495–498.

Radin, J.W., Eidenback, M.P. – Plant. Physiol. 1984, 75, 372–377.

Reddy, K.R. ş.a. – Agron. J. 1991, 83, 699–704.

Reddy, K.R. ş.a. – Crop Sci. 1997, 37, 503–509.

Sabbe, W.E., Cathey, G.W. – Agron. J. 1969, 61, 436–438.

Sanstedt, R. – Physiol. Plant. 1971, 24, 408–410.

Schmutz, A. ş.a. – Plant. Physiol. 1996, 110, 403–411.

Smith, D.E. – New Phytol. 1969, 68, 311–322.

Smith, E.W. ş.a. – Cotton Defoliation Physiol. Conf. Atlanta. 1971, 47–54.

Smith, C.W., Coyle, G.G. – Crop Sci. 1997, 37. 1775–1779.

Tharp, W.H. – The Cotton Plant. USDA Handbok 178, 1960.

Thomas, R.O., Christiansen, M.N. – Crop Sci. 1971, 11, 454–456.

Troughton, J.H. – Aust. J. Biol. Sci. 1969, 22, 289–302.

Trouse, A. – Assoc. Southern Agric. Workers. 67–th Ann. Proc. 1970, 51 p.

Vieira da Silva J. – Physiol. Plant. 1972, 25, 213–220.

Waddle, B.A. – Cotton Agronomy Monogr.1984, 24, 234–265.

Walbot, V. ş.a. – Biochem. Biophys. Res. Comm. 1974, 60, 103–110.

Walhood, V.T. – Agron. J. 1956, 48, 141–142.

Wilkers, L.H. – în Advances in Production and Utilisation of Quality Cotton. Elliot edit. Iowa, 1968.

Waters, L.C., Dure, L.S. J. – Mol. Biol. 1966, 19, 1–5.

Xie, W. ş.a. – Crop Sci. 1993, 33, 1258–1264.

Yang, S., Grantz, D.A. – Crop Sci. 1996, 36, 1580–1589.

BCU IASI CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

Capitolul 11
LINUM USITATISSIMUM L. (INUL)

Inul este o specie anuală ierboasă, cultivată pentru fibre şi pentru ulei. Inul pentru ulei face parte din subspeciile *L. u. transitorium Ell.* şi *L.u. mediterraneum Vav. et Ell.*, iar inul pentru fibră se încadrează în subspecia *L.u.eurasiaticum*. Seminţele inului pentru ulei conţin 39–43 % lipide cu un grad ridicat de sicativitate.

11.1. Fiziologia procesului de germinare

Seminţele de in au o formă ovoidă, iar suprafaţa tegumentului este netedă. Lungimea medie a seminţelor este de 4,7 mm, iar lăţimea este de 2,5 mm. Embrionul ocupă cea mai mare parte din conţinutul seminţei şi este înconjurat de albumen (Zanoschi şi Toma, 1985).

Seminţele de in sunt poliembrionare. După Bewley şi Black (1978), cauza poate fi diversă incluzând diviziunea zigotului, formarea uneia sau mai multor sinergide, existenţa mai mult decât a unui sac embrionar pe nucelă şi diferite forme de apogamie.

Capacitatea de germinare a seminţelor de in se menţine în mod corespunzător o perioadă lungă de timp. După Mayer şi Poljakoff-Mayber (1982), după 18 ani de păstrare, capacitatea de germinare a seminţelor variază între 30 şi 60 %. Capacitatea minimă de germinare a seminţelor destinate pentru semănat este de 80 %.

Din cauza cantităţii reduse de substanţe de rezervă, embrionul nu poate străbate un strat de sol mai gros de 1,5–3,0 cm, în funcţie de textura solului (Bîrnaure 1992). Inul preferă solurile nisipo-lutoase sau luto-nisipoase, bine aerate, uşor acide (pH 6,5–7,0), bogate în substanţe nutritive.

Temperatura minimă pentru germinarea seminţelor de in este de 1 °C (Săulescu, 1947), iar răsăritul începe la temperatura de 3–5 °C. Suma temperaturilor din perioada de semănat–răsărit este de 83–143 °C (Bîrnaure, 1992).

Substanţele de rezervă din seminţele de in sunt reprezentate de glucide: 23,0 %, protide: 23,0–24,0 % şi lipide: 34,0–36,0 % (Bewley şi Black, 1978 şi Mayer şi Poljakoff-Mayber, 1982).

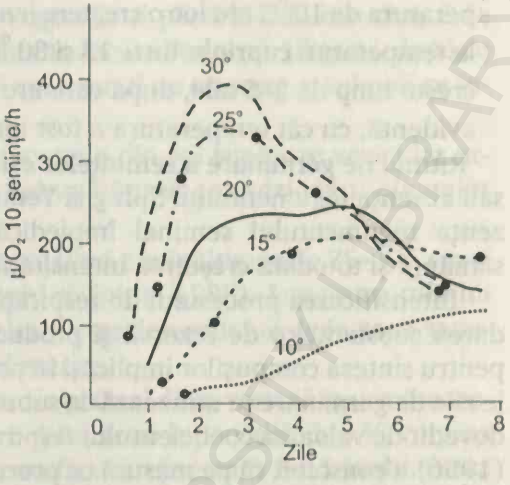

Fig. 11.1. Intensitatea respiraţiei seminţelor de in în timpul germinării la diferite temperaturi (Halverson, 1956)

Lipidele de rezervă sunt depozitate în sferozomi. Tzen ş.a. (1993) au constatat că alături de aceste substanţe se găsesc şi substanţe nespecifice ca fosfatidil colina, fosfatidil inozitol şi acizi graşi liberi care interacţionează cu reziduurile de aminoacizi bazici din oleozinele ce intră în componenţa membranei simple a oleozomilor.

Umectarea seminţelor determină gelificarea pereţilor externi care formează un mucilagiu abundent şi în acelaşi timp favorizează imbibiţia coloizilor celulari. Mucilagiile din seminţele de in sunt alcătuite din 3,6–9,4 % glucide solubile. Principalele glucide sunt acizii galacturonici, galactoza, xiloza şi ramnoza, alături de care se găsesc în cantitate mai mică fucoza, arabinoza şi manoza. Capacitatea de legare a apei de către aceste substanţe este de 1 600–3 000 g/100 g substanţe glucidice (Fedeniuk şi Biliaderis, 1994). Presiunea internă de imbibiţie care se generează în urma imbibiţiei coloizilor determină ruperea tegumentului seminal, ceea ce favorizează pătrunderea în seminţe a apei şi a oxigenului.

Simultan în seminţe se desfăşoară mai multe procese:

- refacerea permeabilităţii membranelor plasmatice, ceea ce împiedică trecerea în soluţia solului a substanţelor solubile din seminţe: glucide, ioni, aminoacizi etc.;
- intensificarea procesului de respiraţie în funcţie de temperatura solului. Din datele obţinute de Halverson (1956) rezultă că la tem-

peratura de 10 °C are loc o creştere lentă a procesului de respiraţie, la temperaturi cuprinse între 15 şi 30 °C intensitatea acestui proces creşte timp de 3–5 zile, după care are loc o diminuare cu atât mai evidentă, cu cât temperatura a fost mai ridicată (*Fig. 11.1.*).

Ritmul de germinare a seminţelor este determinat şi de prezenţa sau absenţa tegumentului. Sprag şi Yemm (1959) au dovedit că prezenţa tegumentului seminal împiedică penetrarea oxigenului în sămânţă şi totodată creşterea intensităţii procesului de respiraţie.

Intensificarea procesului de respiraţie este corelată cu biodegradarea substanţelor de rezervă şi producerea de energie biochimică pentru sinteza compuşilor implicaţi în procesul de creştere. În primele zile de germinare se utilizează ca substrat respirator glucidele, fapt dovedit de valoarea coeficientului respirator care este 1,0. Halvorson (1956) a constatat că pe măsură ce procesul de germinare evoluează coeficientul respirator scade la valoarea 0,55, ceea ce indică faptul că în procesul de respiraţie sunt utilizate lipidele ca substrat respirator. După 7 zile de germinare a seminţelor, se observă o uşoară creştere a coeficientului respirator până la valoarea 0,75.

După ce embrionul a penetrat spre exterior prin fisurile tegumentului, procesul de creştere se intensifică. Mai întâi are loc creşterea dimensiunilor rădăcinii embrionare, care este urmată de creşterea epigee a plantulei. Cotiledoanele etiolate în vârstă de 2 zile conţin în principal protoclorofilide, cu maximumul de absorbţie la 635 nm (Aculovich ş.a., 1970).

Răsărirea plantulelor are loc după 8–12 zile de la semănat. Suma gradelor de temperatură din perioada de la semănat la răsărit este în medie de 100 °C (Bîlteanu, 1992). Înainte de răsărit, plantulele de in pot rezista la temperaturi negative, dar în faza cotiledonală plantulele sunt sensibile la aceste temperaturi.

În condiţiile unei concentraţii de săruri ale soluţiei solului de 5 dS/ m nu s-a constatat reducerea intensităţii procesului de germinare, inul fiind o specie rezistentă la salinitate. La o concentraţie de 20 dS/ m s-a constatat însă o reducere semnificativă a acestui proces.

11.2. Fiziologia creşterii plantulei

Rădăcina care se formează din radicula embrionului este pivotantă, puternic ramificată şi poate pătrunde până la adâncimea de 1 m. Lateral se formează numeroase ramificaţii, cele de ordinul I având lungimea de 25–30 cm, iar cele de ordinul II, 12–15 cm.

La începutul perioadei de vegetaţie şi până la înflorire ritmul de creştere al rădăcinii este mai intens decât al tulpinii. Ulterior, după ce planta a atins înălţimea de 15 cm, ritmul de creştere al tulpinii se intensifică.

Rădăcinile pot forma cu ciupercile din sol simbioze vezicular arbusculare, care contribuie la îmbunătăţirea aprovizionării plantelor cu fosfor şi zinc.

Tulpina plantelor de in pentru fibră are înălţimea de 75–125 cm şi diametrul de 1–3 mm (Zanoschi şi Toma, 1985). Lungimea tulpinii este corelată cu calitatea fibrelor şi este determinată de factorii genetici şi de condiţiile agropedoclimatice.

Ponderea diferitelor organe ale plantei de in variază în următoarele limite: rădăcina reprezintă 5–9 %, zona hipocotilă 3–6 %, tulpina tehnică 70–90 %, iar partea ramificată reprezintă 2–15 % din masa plantei (Bîrnaure, 1992).

Ramificarea tulpinii inului pentru fibră este redusă şi are loc numai în partea superioară a plantei.

Într-o secţiune transversală prin tulpină se remarcă: epiderma, hipoderma, parenchimul cortical, endoderma, periciclul şi vasele conducătoare de tip colateral deschis. În structura secundară felogenul formează o zonă subţire de suber şi una de feloderm, iar cambiul dă naştere la un inel subţire de liber secundar şi un inel gros de lemn secundar, iar în zona centrală se formează un spaţiu gol.

În zona periciclului se formează 20–40 celule fibroase (fibre textile sau tehnice). Acestea au lungimea distanţei dintre două frunze situate pe aceleaşi generatoare. Rezultă deci că lungimea fibrelor este dependentă de numărul de frunze şi de repartiţia lor.

În ceea ce priveşte originea fibrelor, părerile specialiştilor sunt împărţite. Unii consideră că sunt formate din periciclu (Robinson, 1933; Zanoschi şi Toma, 1985), alţii, de exemplu Ibragimov ş.a. (1996), consideră că fibrele sunt originale din celulele procambiale ale protofloemului şi se dezvoltă în ţesutul care înconjoară cilindrul central.

Fibrele sunt alcătuite din celuloză, dar în centrul lor se pot afla şi molecule de hemiceluloză. După Stewart ş.a. (1995), pereţii fibrelor de in sunt formaţi din celuloză, glucomanani acetaţi sau/şi xilani. Oomah ş.a. (1995) au constatat că fibrele de in au un conţinut de poliglucide solubile în apă de 3,6–8,0 %. Glucoza reprezintă 21–40 % din totalul glucidelor, xiloza reprezintă 8–24 %, iar în cantităţi mai

mici se găseşte galactoză, ramnoză şi fucoză. Raportul dintre glucidele acide şi neutre variază între 0,3 şi 2,2.

Fibrele celulozice se formează centripet, diferenţierea făcându-se la marginea ţesutului liberian. Fibrele sunt legate între ele prin lamela mediană, care conţine substanţe pectice şi hemiceluloze.

Lungimea fibrelor este în medie de 20 mm, iar grosimea de 16 μ (Bîlteanu, 1992). Dimensiunile lor variază, de asemenea, în funcţie de poziţia lor pe plantă, fibrele de la bază fiind mai scurte comparativ cu cele din vârful tulpinii, cât şi în funcţie de însuşirile de soi şi de condiţiile agropedoclimatice din perioada de vegetaţie.

McDougal (1992) a constatat că peroxidazele legate ionic şi covalent de pereţii celulari au crescut cantitativ în etapa de iniţiere a lignificării fibrelor de in. Cea mai intensă creştere s-a determinat la peroxidazele legate covalent de pereţii celulari.

Cercetările efectuate de Robinson (1933) au condus la concluzia că plantele de in pot fi cultivate în condiţii de fotoperioade scurte (10 ore), dar creşterea şi maturarea este mai rapidă în condiţii de fotoperioadă lungă (18 ore). În ceea ce priveşte cantitatea de fibre, s-a constatat că plantele cultivate în fotoperioade scurte produc de 8 ori mai multe fibre comparativ cu cele cultivate în fotoperioade lungi.

Frunzele sunt alungite, sesile şi au trei nervuri. Ele sunt dispuse pe tulpină altern, în trei spirale, începând cu frunza a 3-a. Numărul de frunze variază între 80 şi 100.

Plastrocronul, respectiv durata dintre formarea a două primordii foliare, creşte cu vârsta plantei (Williams, 1975). Divergenţa foliară este de 3/8. Două frunze succesive situate pe aceeaşi generatoare se află la trei spire distanţă şi între ele se găsesc 8 intervale foliare. Această distanţă determină lungimea fasciculelor elementare.

Lungimea frunzelor şi grosimea lor creşte dinspre partea apicală spre cea bazală (Williams, 1975). În secţiunea transversală a frunzelor se observă mezofilul compact în faza de tinereţe şi un mezofil lax, de tip palisadic, în faza de maturitate.

Printre celulele epidermei se găsesc stomate, al căror număr este mai mare pe faţa inferioară a acestora. Numărul de stomate pe unitatea de suprafaţă creşte, pe ambele feţe, de la frunzele bazale spre cele apicale (Farcaş şi Rajhaty, 1955). De asemenea, unii factori, de exemplu seceta, determină creşterea numărului de stomate.

Numărul de cloroplaste din celulele mezofilului foliar variază în funcţie de nutriţia minerală (Borokhnevich, 1972).

Indicele suprafeţei foliare ajunge până la 5, din cauza numărului mare de frunze. Valoarea acestui indicator scade însă rapid din cauza căderii frunzelor încă înainte de recoltarea plantelor.

Fazele de creştere şi de dezvoltare care au fost puse în evidenţă la plantele de in pentru fibră sunt următoarele (Bîlteanu, 1992):

- răsăritul are loc după 7–8 zile de la semănat. În condiţiile unei perioade cu temperaturi medii zilnice de 11 °C răsăritul este mai uniform;
- faza cotiledonară se caracterizează prin sensibilitatea mărită a plantelor la temperaturile coborâte (–0,2....– 2,0 °C). Temperatura optimă pentru desfăşurarea acestei faze este de 12,5 °C (Vasilică, 1974);
- faza de brădişor, când plantele ajung la înălţimea de 6–8 cm, are o durată de 18–22 zile. Plantele se caracterizează prin rezistenţa la temperaturile coborâte cuprinse între –4 şi –7,5 °C (Săulescu, 1975);
- faza de îmbobocire are durata de 27–31 de zile;
- faza de înflorire durează 6–7 zile;
- faza de maturitate, cu durata de 27–32 zile, se desfăşoară în condiţii optime la temperatura de 19–22 °C. Timpul uscat şi însorit favorizează procesul de maturare.

Durata totală a perioadei de vegetaţie este de 85–100 zile, iar suma gradelor de temperatură din această perioadă variază între 1 300 şi 1 900 °C.

Inul pentru ulei are o durată a perioadei de vegetaţie de 85–110 zile, pe parcursul căreia parcurge următoarele faze (Ştefan, 1996):

1. semănat – răsărit	10–12 zile;
2. răsărit – brădişor	13–16 zile;
3. brădişor – îmbobocit	21–34 zile;
4. îmbobocit – înflorit	6–8 zile;
5. înflorit – maturitate	30–50 zile.

Inul este o plantă de zi lungă, cu temperatura optimă de creştere cuprinsă între 15 şi 16 °C, temperatura optimă din perioada de înflorire, polenizare, fecundare variază între 18 şi 22 °C, iar cea din perioada de maturare trebuie să depăşească 20 °C (Ştefan, 1996). Suma temperaturilor medii din perioada de vegetaţie, care depăşesc 0 °C, variază între 1800 şi 2000 °C. Creşterea temperaturii scurtează durata de expunere a plantelor de in la fotoperioade lungi, ceea ce are repercusiuni asupra plantelor care rămân mici, cu ramificaţii puţine şi tulpini subţiri.

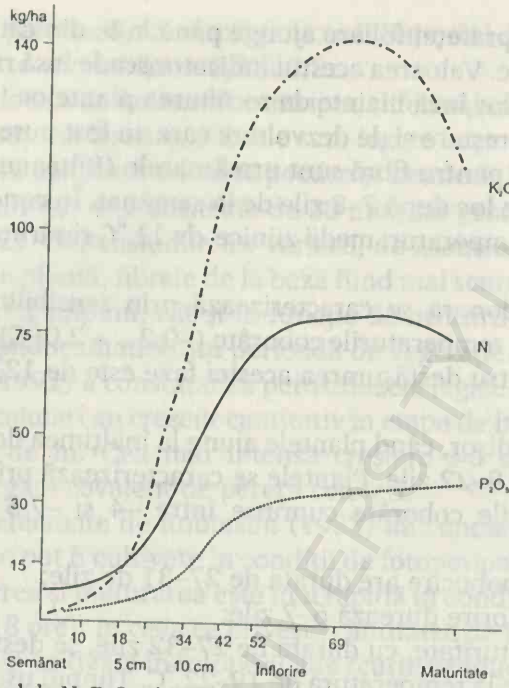

Fig. 11.2. Consumul de N, P_2O_5 şi K_2O al plantelor de in (Institutul Tehnic Agricol al Inului, 1992)

Suma precipitaţiilor necesare întregii perioade de vegetaţie este de 150–180 mm, la inul pentru ulei (Ştefan, 1996), şi variază la inul pentru fibră între 180 şi 250 mm, din care circa 62 % sunt necesare în perioada cuprinsă între faza de brădişor şi cea de înflorit (Bîlteanu, 1992). Inul nu suportă seceta mai ales în faza cotiledonală şi de brădişor.

Lumina intensă şi de durată, în condiţii de umiditate corespunzătoare, inhibă creşterea plantelor şi stimulează ramificarea lor.

Diefenbrock ş.a. (1995) au constatat că semănatul la o densitate de 400 seminţe/ m^2 a determinat ca producţia să aibă o stabilitate semnificativă. Producţia de masă vegetativă variază în cazul inului între 4,7 şi 4,9 t/ha (Ilea, 1977) şi 5–6 t/ha (Bîlteanu, 1992).

Pentru realizarea unor producţii mari şi de calitate de in pentru fibră este necesară o aprovizionare corespunzătoare cu substanţe nutritive.

Consumul de azot, fosfor şi potasiu la un hectar de in pentru fibră este de 75 kg/ha azot, 40 kg/ha P_2O_5 şi 145 kg/ha K_2O (*Fig. 11.2.*). Cel mai mare consum de substanţe minerale se realizează în perioada de înflorire.

În condiţiile unei insuficienţe de azot, creşterea plantelor este inhibată, iar fibrele rămân mici. Excesul de azot favorizează însă căderea plantelor, prelungeşte perioada de vegetaţie, stimulează ramificarea şi îngroşarea tulpinii.

Insuficienţa fosforului scade ritmul de creştere, diminuează rezistenţa la cădere şi la acţiunea nefavorabilă a azotului, reduce procentul de fibre şi rezistenţa lor la rupere.

Potasiul stimulează acumularea celulozei în fibre şi sporeşte cantitatea şi calitatea acestora. Powers (1928) a constatat că îngrăşămintele potasice pot determina creşterea în lungime a fibrelor de in, datorită faptului că ionii de potasiu au rol catalitic în sinteza glucidelor, care sunt transformate şi depozitate în fibre.

Ionii de sodiu determină acumularea acestora în tulpinile şi seminţele de in, în timp ce potasiul determină scăderea acumulărilor de sodiu. Interacţiunea sodiu-potasiu pentru acumularea sodiului este determinată de reacţia de antagonism existentă între aceşti doi ioni. Aplicarea potasiului a stimulat acumularea acestui ion în seminţele de in, în timp ce sodiul a avut un efect scăzut asupra acestui proces. Sodiul şi potasiul au avut un efect redus asupra acumulării calciului şi a magneziului în seminţele plantelor de in (Moraghan şi Hammond, 1996).

Concentraţia ridicată de sulfat de sodiu (3,5–4,5 atm) întârzie procesul de înflorire cu 5–18 zile, reduce producţia cu 25–62 %, iar seminţele nu se pot matura (Hayward şi Spurr, 1944).

Selvaraj ş.a. (1995) au constatat că în condiţii de salinitate plantele de in acumulează glicinbetaina (4 μmol/g subst. uscată), care are rol în procesul de osmoreglare (Selvaraj ş.a., 1995).

Carenţa de zinc se manifestă în faza de 5–10 cm prin oprirea creşterii, internoduri scurte la vârful tulpinii şi apariţia de pete albe pe frunze şi pe cotiledoane.

Recoltarea inului pentru fibre se face când frunzele de pe 1/3–2/3 din lungimea tulpinii au căzut. După Bîlteanu (1992), recoltarea inului pentru fibră se face în faza de maturitate tehnică, când se găsesc frunze numai în vârful tulpinii, iar capsulele au culoarea gălbuie.

Inul pentru sămânţă se recoltează la maturitatea deplină caracterizată prin lipsa totală a frunzelor, 80–90 % din capsule au culoarea brună, iar seminţele din capsulă au culoarea specifică soiului.

11.3. Fiziologia dezvoltării inului

Dezvoltarea reprezintă procesul de modificări calitative care conduc la parcurgerea fazelor de tinereţe, maturitate şi de senescenţă. Acest proces este coordonat genetic şi determină transformarea meristemului vegetativ în meristem floral.

Înflorirea plantelor de in are loc după acumularea a 425–475 °C corectate (acestea se obţin prin diminuarea cu 5 °C a temperaturii medii zilnice) şi se realizează în lunile iulie–august.

Florile sunt actinomorfe, hermafrodite, grupate în cime. Florile sunt de tipul 5 având: 5 sepale, 5 petale, 5 stamine şi un pistil cu ovarul superior, alcătuit din 5 carpele, care se continuă cu 5 stile şi 5 stigmate. Cele 5 carpele conţin câte 2 ovule.

Deschiderea tuturor florilor dintr-o inflorescenţă durează 7–14 zile. Florile de in încep să se deschidă dimineaţa şi sunt complet deschise după 3–3,5 ore, după care se ofilesc. În ziua următoare înfloritul are loc mai devreme, iar anterele se deschid înaintea deschiderii complete a florilor (Kadam şi Patel, 1938). Dybing şi Lay (1989) au urmărit înfloritul zilnic la 18 soiuri de in şi au constatat că producţia zilnică de flori este corelată cu vigoarea plantelor în această perioadă şi cu producţia finală de seminţe. Durata perioadei de înflorire a fost corelată negativ cu producţia de seminţe, la cele mai multe soiuri.

Polenizarea este autogamă, iar fecundarea are loc după 2–3 ore de la polenizare. După 24 ore de la polenizare, embrionul este bicelular, iar endospermul are 10–12 nuclee (Potlog şi Velican, 1972).

Fructul este o capsulă aproape sferică, alcătuită din 5 loje, fiecare conţinând în mod normal 2 seminţe. Capsulele pot fi dehiscente sau indehiscente, în funcţie de specie şi soi.

Recoltarea capsulelor de in pentru ulei se face când aproape toate frunzele de pe tulpină au căzut, iar 80–90 % din capsule au culoarea brună. Fructul de in conţine după formarea acestuia monoglucozizii: prunazină, linamarină şi lataistraină, iar la maturitate diglucozizii: amigdalină, linistatină şi neolinistatină (Frehner ş.a., 1990).

Seminţele inului pentru ulei conţin: 40–46 % lipide, 22–25 % proteine şi 19–22 % glucide.

Uleiul de in conţine, după Canţăr (1965), următorii acizi graşi: oleic (2,3–17,6%), linoleic (21,65–69,6 %), linolenic (18,5–40,5 %), palmitic (6,7 %) şi stearic (3,0 %) .

Oomah ş.a. (1992) au analizat seminţele provenite de la 10 soiuri de in şi au constatat că cel mai important glucozid cianogenetic este diglucozidul linistatină care se găseşte în concentraţie de 213–352 mg/ 100 g seminţe şi reprezintă 54–76 % din totalul glucozizilor cianogenetici. Concentraţia de neolinistatină a variat între 91–203 mg/ 100 g, iar cea de linamarină a fost mai scăzută (32 mg/ 100 g). Proporţia compuşilor cianogenetici a variat în principal în funcţie de soi, dar şi în funcţie de zona şi de anul de producţie.

Luiengi (1993) a identificat un nou glucozid fenilpropanoid: linusitamarina.

Seminţele de in conţin 8–10 g/kg acizi fenolici esterificaţi şi 3–5 g/kg acizi fenolici eterificaţi. Variaţia conţinutului în acizi fenolici este determinată de condiţiile climatice ale anului, iar cantitatea de acizi fenolici eterificaţi a fost corelată cu rezistenţa inului la atacul de *Fusarium* (Oomah ş.a., 1995).

BIBLIOGRAFIE

Aculovich, V. ş.a. – Dokl. Akad. Nauk SSSR. 1970, 191, 1406–1409.

Bewley, J. A., Black, M. – Physiology and Biochemistry of Seeds, vol. 1. Berlin, 1981.

Bîlteanu, G, – Fitotehnie, vol. 2, Bucureşti, 1993.

Bewley, J.D., Black, M. – Physiology and Biochemistry of Seeds, vol. 2, Berlin, 1982.

Diefenbreck, W.A. ş.a. – Agronomy J. 1995, 87, 84–88.

Dybing, C.D., Lay, C. – Crop Sci. 1989, 29, 1062–1066.

Farkaş, G.L., Rajhathy, T. – Planta. 1955, 45, 535–545.

Fedeniuk, R.W., Biliaderis, C.G. – J. Agric. Food Chem. 1994, 42, 240–247.

Frehner, M. ş.a. – Plant. Physiol. 1990, 94, 28–34.

Halvorson, T. – Plant. Physiol. 1956, 9, 412–416.

Ibragimov, M.R. ş.a. – Plant. Physiol. 1996, 110, 721–729.

Ilea, V. – Producţia Vegetală, Cereale şi Plante Tehnice. 1977, 8.

Kadam, B.S., Patel, S.M. – J. Amer. Soc. Agron. 1938, 30, 932–940.

Hayward, H.E., Spurr, W.B. – J. Amer. Soc. Agron. 1944, 36, 287–300.

Luyengi, L. ş.a. – J. Nat. Prod. 1993, 56, 2012–2015.

Mayer, A.M., Poljakoff-Meyber, A. – The Germination of Seeds. Oxford, New York, Toronto, Sydney, Paris, Frankfurt, 1982.

McDougall, G.J. – Phytochemistry. 1922, 31, 3385–3389.

Moraghan, J.T., Hammond, J.J. – Soil Sci. Soc. Amer. J. 1996, 60, 832–836.

Oomah, B.D. ş.a. – Agric. Food Chem. 1994, 34, 483–489.

Oomah, B.D. ş.a. – J. Agric. Food Chem. 1994, 34, 483–489.

Oomah, B.D. ş.a. – J. Agric. Food Chem. 1995, 43, 1484–1488.

Oomah, B.D. ş.a. – J. Agric. Food Chem. 1995, 43, 2016–2019.

Poroknevich, N.V. – Nauch. Dokl. Vyssh. Shkoly Nauki. 1972, 6, 68–74.

Potlog, S.A., Velican, V. – Tratat de ameliorare a plantelor, vol. 2, Bucureşti, 1972.

Powers, W.L. – J. Amer. Soc. Agron. 1928, 20, 755–763.

Robinson, B.B. – J. Amer. Soc. Agron. 1933, 25, 312–328.

Săulescu, N. ş.a. – Buletinul Facultăţii Agronomice. Bucureşti, 1947, 1–2.

Selvaraj, G. ş.a. – Phytochemistry. 1995, 38, 1143–1146.

Spragg, S.P., Yemm, E,V. – J. Exp. Bot. 1959, 10, 409–413.

Stewart, D. ş.a. – J. Agric. Food. Sci. 1995, 43, 1853–1858.

Ştefan,V. – Fitotehnie – Curs. Bucureşti, 1996.

Tzen, J.T.C. ş.a. – Plant. Physiol. 1993, 101, 267–276.

Vasilică, C. – Studii şi experimentări privind zonarea şi agrotehnica inului pentru fibre în condiţiile din nord-estul Moldovei. Teză de doctorat. Institutul Agronomic Bucureşti. 1974.

Williams, R.E. – The Shoot Apex and Leaf Growth. Cambridge. 1975.

Zanoschi, V., Toma, C. – Morfologia şi anatomia plantelor cultivate. Bucureşti, 1985.

*** – La culture de lin fibre. Inst. Technique du Lin. Paris, 1990.

BCU IASI CENTRAL LIBRARY

Capitolul 12
CANNABIS SATIVA L. (CÂNEPA)

Cânepa este o plantă ierboasă, care are o mare arie de răspândire, din zonele tropicale până în cele reci.

12.1. Fiziologia germinării seminţelor

Sămânţa este concrescută cu fructul şi este cunoscută cu denumirea de nuculă. Ţesuturile fructului se află la exterior şi sunt alcătuite dintr-o epidermă, un strat de celule pigmentate şi un strat de celule pătrate. Sămânţa propriu-zisă este învelită într-un tegument alcătuit dintr-un strat de celule colorate în brun şi un strat de celule bogate în mucilagii. La interior se află endospermul secundar alcătuit din 3–4 straturi de celule bogate în aleuronă, iar la interior se găseşte embrionul şi două cotiledoane care conţin lipide şi aleuronă.

Seminţele de cânepă conţin cantităţi mari de glucide (21,0 %), lipide (33,0 %) şi proteine (18,0 %) de rezervă, care sunt utilizate în timpul germinării (Mayer şi Poljakoff-Meyber, 1982).

În timpul procesului de germinare, St.Angelo ş.a. (1967) au identificat în veziculele ce conţin proteine de rezervă prezenţa unei proteinaze acide, care catalizează biodegradarea proteinelor de rezervă.

Temperatura minimă necesară pentru germinarea seminţelor de cânepă variază între 1 şi 2 °C, iar temperatura optimă la care germinarea decurge cu viteza maximă este de 20–30 °C (Bugai, 1963).

La adâncimea de semănat de 2–3 cm seminţele găsesc umiditate suficientă şi, în acelaşi timp, plantula are rezerve suficiente pentru a străbate această distanţă, ca să răsară.

12.2. Fiziologia creşterii plantei de cânepă

După 1–2 zile de la răsărit se formează prima pereche de frunze tipice, care la 4–5 zile de la răsărit ajung la mărimea cotiledoanelor. La

3–4 zile de la răsărit se formează perechea a doua de frunze, care la început sunt simple, dar după câteva zile devin tri- sau pentalobate. Concomitent cu aceasta începe diferenţierea internodurilor. După 20–25 zile de la înflorit se formează perechea a patra şi a cincea de frunze, iar internodurile se alungesc din ce în ce mai mult.

De la apariţia perechii întâia de frunze adevărate până la apariţia perechii a cincea de frunze, partea epigee a cânepii are un ritm lent de creştere, în timp ce rădăcina pătrunde adânc în pământ şi dă naştere la numeroase rădăcini laterale.

În perioada de la formarea celei de a cincea perechi de frunze până la începutul formării inflorescenţei, cânepa intră într-o etapă de creştere activă în care plantele cresc zilnic cu 1,0–1,5 % din înălţimea totală. În această perioadă plantele ajung la 80–90 % din înălţimea finală.

Până în acest moment cele două sexe nu se pot deosebi. Cu 15–20 de zile înainte de formarea inflorescenţei, plantele mascule încep să crească mai repede decât cele femele, depăşindu-le în scurt timp ca înălţime. Plantele mascule menţin acest ritm mai rapid de creştere până la sfârşitul vegetaţiei, ceea ce explică înălţimea lor mai mare în comparaţie cu plantele femele.

În perioada cuprinsă între începutul formării inflorescenţelor şi până la sfârşitul înfloritului în cazul plantelor mascule, respectiv până la începutul maturării seminţelor în cazul plantelor femele, ritmul de creştere este mult mai scăzut decât în perioada activă, dar mai intens decât în perioada de creştere lentă. În această perioadă plantele realizează 10–15 % din înălţimea totală a plantelor.

Rădăcina care ia naştere din radicula embrionului este pivotantă şi pătrunde în sol până la adâncimea de 2 m. Lateral se formează numeroase rădăcini secundare care se extind în sens orizontal până la distanţa de 70–80 de cm.

Rădăcinile sunt mai mari la cânepa de sămânţă, la plantele femele şi la soiurile din grupa sudică (*prol. australis*).

Tulpina care este iniţial ierboasă se lignifică spre sfârşitul perioadei de vegetaţie. Ea are înălţimea de 0,5–5,0 m şi variază în funcţie de soi şi de condiţiile agropedoclimatice (Bîlteanu, 1992). Tulpina este alcătuită dintr-un număr variabil de noduri şi internoduri: între 10 şi 15 la soiurile cu talie mică şi între 15–25 la cele cu talie înaltă.

Diametrul tulpinii poate ajunge până la 40–60 mm, dar numai plantele cu diametrul mic şi cu talie înaltă produc fibre lungi, subţiri şi rezistente.

Fibrele se formează din celulele periciclului ai căror pereţi se îngroaşă şi din celulele parenchimatice ale liberului secundar (fibre liberiene), care sunt mai scurte şi constituie cârlţii.

Proporţia de fibre variază, după Fargo (1957), astfel: 24,4 % în cazul tulpinilor subţiri, 15,7 % la cele cu grosimea medie şi 10,8 % la tulpinile groase.

Fibrele de cânepă au lungimea medie de 22 mm şi grosimea variind între 15 şi 25 μ (Bîlteanu, 1992).

Frunzele sunt palmat sectate, având 3–13 foliole inegale, pubescente pe faţa inferioară. Mărimea frunzelor variază în funcţie de soi, poziţia pe tulpină şi de condiţiile agropedoclimatice. În general, frunzele situate la mijlocul plantei au cea mai mare dimensiune, în timp ce frunzele din vârful plantei sunt cele mai mici.

Temperatura optimă pentru creşterea plantelor de cânepă variază între 20 şi 22 °C . În faza cotiledonară şi de apariţie a primelor două perechi de frunze plantele sunt sensibile la temperaturi negative cuprinse între –2 şi –3 °C, pentru ca în faze mai avansate de maturitate rezistenţa la ger să crească. Sensibilitatea la frig creşte din nou, în perioada de formare a mugurilor florali.

Suma temperaturilor active (peste 0 °C), din perioada de vegetaţie, este cuprinsă între 1 800 şi 2 000 °C la cânepa pentru fibre şi între 2 000 şi 2 800 °C la cea pentru sămânţă (Bîlteanu, 1992).

Umiditatea solului cuprinsă între 70 şi 80 % din capacitatea de câmp asigură o creştere corespunzătoare a plantelor. Consumul de apă al plantelor de cânepă variază între 450 şi 700 mm, iar perioadele critice pentru aprovizionarea cu apă sunt cele de formare a butonilor florali, de înflorire şi de formare a seminţelor.

Solurile bogate în substanţe nutritive şi cu reacţie alcalină (pH 7,1 – 7,4) sunt cele mai adecvate pentru cultura cânepei. Pentru fiecare 100 kg de tulpini uscate se extrag din sol: 1,2–2,0 kg N, 0,4–0,6 kg P_2O_5 şi 0,9–1,2 kg K_2O, în cazul culturilor mixte şi 2,6–3,3 kg N, 0,3–0,4 kg P_2O_5 şi 1,5–1,7 kg K_2O, în cazul culturilor pentru fibră (Bugai, 1963). De asemenea, plantele de cânepă absorb din sol cantităţi mari de calciu: 1,5 kg pentru 100 kg de tulpini uscate.

12.3. Fiziologia procesului de dezvoltare la plantele de cânepă

Florile de cânepă sunt unisexuat dioice. Florile mascule se găsesc în vârful plantelor mascule, formând inflorescenţe: raceme de cime

bipare axilare. Fiecare floare este fixată în inflorescenţă cu un pedicel şi este alcătuită din 5 tepale libere şi 5 stamine. Grăunciorii de polen au diametrul de 30–40 μ şi sunt purtaţi de vânt pe plantele femele, care formează cânepa de toamnă.

Florile femeieşti se află în vârful plantelor femele, formând un spic mai compact. Una sau două flori sunt protejate de o bractee şi 5 tepale unite. La interiorul acestora se află gineceul bicarpelar, cu ovarul superior, prevăzut cu 2 stile filiforme şi 2 stigmate (Zanoschi şi Toma, 1985).

Înflorirea are loc în lunile iulie – august, iar polenizarea este anemofilă. Fructul rezultat este o nucula, cu lungimea de 4,5 mm şi lăţimea de 2–3 mm.

Plantele mascule ajung la maturitate după 5–7 zile de la înflorit, în timp ce pentru plantele femele continuă faza de vegetaţie încă 30–40 de zile.

Maturitatea tehnică a plantelor mascule se realizează o dată cu înfloritul sau imediat după acesta.

Seminţele sunt bogate în substanţe de rezervă. Lipidele sunt depozitate în sferozomi, dar se găsesc şi sub formă de picături, în citoplasmă.

Proteinele de rezervă sunt depozitate în vezicule şi sunt reprezentate de aleuronă, edestină (St. Angelo ş.a., 1967) şi legumină (Derbyshire ş.a., 1976).

Glucidele de rezervă sunt reprezentate de amidon, care este depozitat în amiloplaste.

BIBLIOGRAFIE

Bâlteanu, G. – Fitotehnie, vol. II, Bucureşti, 1993.

Bugai, S. – Rastenevodstvo, Kiev, 1963.

Derbyshire, E. ş.a. – Phytochemistry. 1976,15, 3–24.

Fargo, I. – Cânepa şi inul, Bucureşti, 1957.

St Angelo, A. ş.a. – Arch. Biochem. Biophys. 1967, 124, 199–205.

Mayer, A.M., Poljakoff-Meyber, A. – The Germination of Seeds. Oxford, New York, Toronto, Sydney, Paris, Frankfurt, 1982.

Zanoschi, V., Toma, C. – Morfologia şi anatomia plantelor cultivate, Bucureşti, 1985.

Capitolul 13
NICOTIANA TABACUM ŞI *N. RUSTICA* L. (TUTUNUL)

Nicotiana este o importantă plantă industrială, ale cărei frunze sunt utilizate pentru fabricarea ţigaretelor, ţigărilor de foi şi tutunului de pipă, cât şi pentru extragerea nicotinei.

Plantele din genul *Nicotiana* sunt anuale sau perene şi au tulpina erbacee şi erectă.

13.1. Fiziologia germinării seminţelor

Seminţele de tutun sunt mici, de formă uşor alungită şi culoarea brună, având lungimea de 0,70–0,78 mm, lăţimea de 0,48–0,54 mm şi masa a 1 000 de seminţe variind între 71 şi 102 mg (Bîlteanu, 1993).

Tegumentul care înveleşte seminţele poate avea suprafaţa exterioară rugoasă sau alveolată. Sub acesta se află endospermul, care înconjoară embrionul aflat în poziţie centrală.

După Bîlteanu (1993), seminţele de tutun conţin: 6–8 % apă, 37–45 % lipide, 23–28 % proteine şi 2–4 % glucide. Brohult şi Sandegren (1954) au precizat că seminţele de tutun conţin 33 % proteine, din care 24 % sunt albumine, 26 % globuline, 50 % gluteline şi foarte puţine prolamine.

Longevitatea seminţelor de tutun poate atinge 20 de ani, în cazul păstrării în condiţii de laborator (Fridovich, 1976).

Seminţele de tutun sunt fotoblastic pozitive (Toole ş.a., 1955). După Isikava (1952), întreruperea repausului seminal are loc după câteva minute de expunere la lumină. Prin aceasta este stimulată formarea fitocromului activ (P_{730}), care se găseşte în cantităţi mici în seminţele aflate în starea de repaus. Kincaid (1935) consideră că este

suficientă expunerea la lumină a seminţelor timp de 0,01 secunde, pentru a determina întreruperea repausului seminal.

După întreruperea repausului, temperatura reprezintă principalul factor care influenţează procesul de germinare. Temperatura optimă pentru germinarea seminţelor de tutun este de 15 °C, iar temperatura maximă este de 20–25 °C (Mayer şi Poljakoff-Meyber, 1982). După Bîlteanu (1993), temperatura minimă pentru germinarea seminţelor de *Nicotiana* din soiurile cultivate în România este de 11–12 °C, temperatura optimă variază între 25 şi 28 °C, iar temperatura maximă între 35 şi 38 °C.

Toole ş.a. (1955) au constatat că la lumină roşie şi la temperatura de 15 °C procentul de germinare a seminţelor este de 94 %. La 20 °C procentul de germinare creşte la 96 %, pentru ca la temperaturi mai mari să scadă astfel: la 25 °C la 94 %, la 30 °C la 84 %, iar la temperatura de 35 °C, procentul de seminţe germinate ajunge la 8 %.

La întuneric, încolţesc doar 2 % din seminţele expuse la temperatura de 15 °C, 5 % la 20 °C, 6 % la 25 °C şi 0 % la temperatura de 30 °C.

Alternarea temperaturii reprezintă un factor important de stimulare a procesului de germinare la seminţele de tutun. Astfel, expunerea seminţelor timp de 8 ore la temperatura de 30 °C şi apoi 16 ore la 20 °C stimulează germinarea, influenţând, probabil, repausul indus de tegument (Toole ş.a., 1955).

Semănatul se face în răsadniţe, la adâncimi mici (4–5 mm), iar răsărirea are loc după 7–9 zile.

Imbibiţia coloizilor celulari determină activarea sau/şi biosinteza enzimelor hidrolitice şi biodegradarea substanţelor de rezervă. În timpul germinării are loc biodegradarea lipidelor din sferozomi, cât şi a fosfolipidelor din membrana acestora. Acizii graşi rezultaţi sunt metabolizaţi în glioxizomi prin procesul de β-oxidare, din care rezultă acetil CoA. Aceasta poate fi utilizată pentru sinteza de noi acizi graşi, pentru producerea de energie în procesul de respiraţie sau pentru sinteza de glucide în procesul de gluconeogeneză (Feussner ş.a., 1995).

Presiunea de imbibiţie generată în seminţe determină ruperea pericarpului şi ieşirea la exterior a rădăciniţei şi a muguraşului. În cazul soiului de tutun *Havana 425* care este fotodormant, giberelinele (GA_4) induc acumularea β-1,3-glucanazei care slăbeşte rezistenţa pereţilor celulari şi uşurează ieşirea radiculei din sămânţă (Leubner-Metzger ş.a., 1996).

Rădăciniţa creşte într-un ritm mai rapid decât tulpiniţa, pentru ca ulterior să aibă loc creşterea axei hipocotile, care împing cotiledoanele la suprafaţa pământului. Răsadul cu 3–4 frunze se plantează în câmp, unde continuă procesul de creştere.

13.2. Fiziologia creşterii plantei de tutun

Rădăcina plantei de tutun este pivotantă şi pătrunde în sol până la adâncimea de 1,5–2,0 m. Piescu (1938) a constatat că după 35–40 de zile de la plantare, lungimea rădăcinilor ajunge la 60–72,5 cm, iar în lateral se extind până la 55–60 cm. În acest timp partea epigee a plantei ajunge doar la înălţimea de 25,5–30,0 cm. Aniţia şi Marinescu (1993) menţionează că, în general, înălţimea plantelor de tutun este egală cu adâncimea până la care pătrund rădăcinile, dar masa părţilor aeriene este mai mare de 3–4 ori comparativ cu cea a rădăcinilor.

În zona stratului pilifer se găsesc 200–400 perişori absorbanţi/mm^2 suprafaţă radiculară, iar durata de viaţă a acestora variază între 7 şi 10 zile (Aniţia şi Marinescu, 1992).

Tratamentele cu hidrazidă maleică aplicate plantelor de tutun, care au fost hrănite timp de 4 ore cu o soluţie nutritivă ce conţinea 1,5 mmol $^{15}NO_3^-$, au determinat inhibarea procesului de reducere a nitraţilor şi de acumulare a substanţei uscate în rădăcini. Astfel, Douglass ş.a. (1984) au constatat că după 5 zile de la aplicarea hidrazidei maleice cantitatea de nitraţi reduşi a reprezentat 54 % din cantitatea absorbită de plantele tratate şi 75 % din cantitatea absorbită de plantele-martor. Greutatea uscată a rădăcinilor din varianta tratată a fost mai mică cu 40 % după 5 zile şi cu 46 % mai mică după 10 zile comparativ cu varianta-martor.

În condiţii de salinitate, în rădăcinile plantelor de tutun se acumulează o polipeptidă de 26 kDa numită osmotin, precum şi prolină. Osmotinul se găseşte în cantitate mare în rădăcini şi în ţesuturile externe ale tulpinii şi nu a putut fi detectat în ţesuturile în creştere. În acelaşi timp, s-a constatat creşterea conţinutului de clorofilă din frunze, scăderea conţinutului de amidon, alterarea ultrastructurii cloroplastelor şi acumularea de plastoglobuli (Lacy ş.a., 1996).

Mendel şi Muller (1984) au precizat că între metabolismul molibdenului şi reducerea nitraţilor în rădăcinile plantelor de tutun există o corelaţie strânsă.

Tulpina este erectă şi are înălţimea de până la 2 m. Pe ea sunt dispuse frunze alterne, la baza cărora se află muguri axilari, care spre vârful tulpinii dau naştere la lăstari.

Frunzele simple pot fi peţiolate sau sesile, sunt acoperite de perişori şi au forme şi dimensiuni diferite în funcţie de soi.

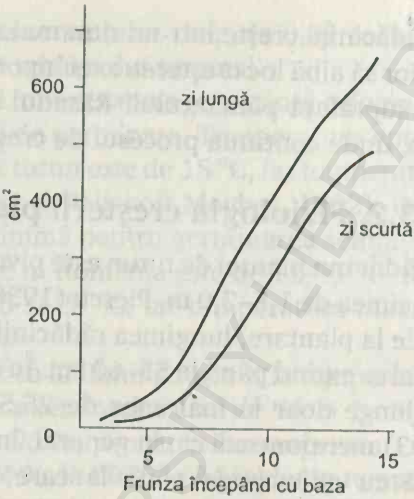

Fig. 13.1. Influenţa fotoperioadei asupra suprafeţei foliare la tutun (Hackett şi Rawson, 1974)

Fiind o plantă de zi lungă, suprafaţa foliară a frunzelor de *Nicotiana* este mai mică în cazul fotoperioadelor scurte, aşa după cum rezultă din datele obţinute de Hackett şi Rawson (1974) şi prezentate în graficul din *figura 13.1.*

Dinamica procesului de creştere în lungime a frunzelor urmează o curbă sigmoidă (Williams, 1975), iar creşterea în grosime are loc o dată cu cea în dimensiuni. În primele faze creşterea în grosime este mai lentă, pentru ca în etapa când frunzele au 1/3 din suprafaţa lor normală să se intensifice (Avery, 1933). Grosimea frunzelor variază în funcţie de soi între 218 şi 433 mm (Endemun, 1956; Pamouchov şi Danev, 1971).

Suprafaţa frunzelor de tutun este acoperită de peri glandulari şi cuticulă.

Analizele efectuate la soiurile de tutun cu peri glandulari şi fără peri au evidenţiat faptul că frunzele de tutun fără peri glandulari au un conţinut mai mare de alcaloizi (Weeks ş.a., 1992), iar frunzele cu peri glandulari conţin solanone şi oxisolanone.

Perii glandulari de pe frunze produc secreţii care conţin diterpene sau/şi esteri glucidici cu 2 până la 10 atomi de carbon. Aceste substanţe sunt toxice pentru diptere, reprezentând adevărate pesticide biologice (Severson ş.a., 1994). Nielsen şi Severson (1992) au identificat în exudatul tricomelor diterpenele: α şi β-duvatriendioli, care îmbunătăţesc, de asemenea, însuşirile organoleptice ale tutunului.

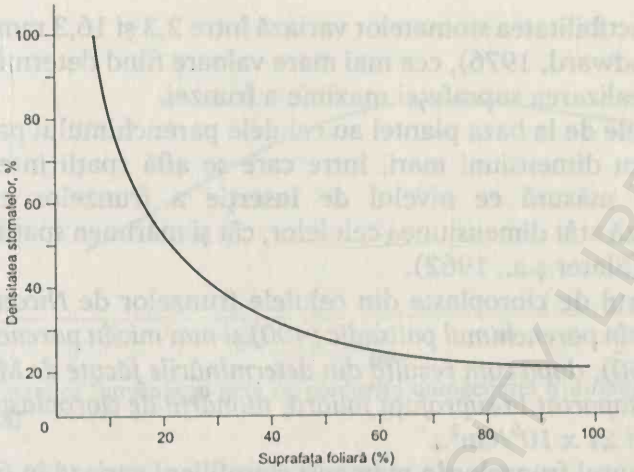

Fig. 13.2. Variaţia densităţii stomatelor în funcţie de suprafaţa foliară a frunzelor de tutun (Rawson şi Croven, 1975)

Kruger ş.a. (1996) au constatat că stratul de la suprafaţa cuticulei este lamelar, iar cel bazal are o structură reticulată şi conţine canale cu polaritate mare, dată de prezenţa grupărilor funcţionale polare ale cutinei, acizilor poliuronici şi celulozei. În compoziţia celor două straturi intră alcooli, acizi graşi, glicolipide, glucide şi terpene. Barnes ş.a. (1996) au analizat cerurile de pe suprafaţa frunzelor de tutun şi au constatat că sunt alcătuite dintr-un amestec de circa 59 % n-alkane cu 19–33 atomi de carbon, aproximativ 38 % alkene cu 28–32 atomi de carbon şi aproximativ 3 % acizi graşi liberi cu 16–18 atomi de carbon. Radiaţiile ultraviolete reduc cantitatea de ceruri epicuticulare la genomurile sensibile şi stimulează sinteza omologilor cu lanţul scurt.

Densitatea stomatelor variază în funcţie de vârsta frunzelor. Astfel, cea mai mare densitate a stomatelor s-a realizat când frunzele au avut 10–30 % din suprafaţa normală (Rawson şi Croven, 1975). Numărul de stomate de pe 1 mm^2 suprafaţă foliară variază la frunza a 11-a între 150 şi 450 , pe faţa adaxială, şi 38 până la 91, pe faţa abaxială. Densitatea acestora (Slater ş.a., 1962) scade de la frunzele apicale spre cele bazale (*Fig. 13.2.*).

În ceea ce priveşte suprafaţa stomatelor, Rawson şi Croven (1976) au constatat că este mai mare la cele de pe faţa abaxială a frunzelor (976–1 000 μm^2) comparativ cu cele de pe faţa adaxială (260–280 μm^2).

Conductibilitatea stomatelor variază între 2,3 şi 16,3 mm/s (Rawson şi Wodward, 1976), cea mai mare valoare fiind determinată înainte de realizarea suprafeţei maxime a frunzei.

Frunzele de la baza plantei au celulele parenchimului palisadic şi lacunar cu dimensiuni mari, între care se află spaţii intercelulare mari. Pe măsură ce nivelul de inserţie a frunzelor creşte, se micşorează atât dimensiunea celulelor, cât şi mărimea spaţiilor intercelulare (Slater ş.a., 1962).

Numărul de cloroplaste din celulele frunzelor de *Nicotiana* este *mai mare în parenchimul palisadic (400) şi mai mic în parenchimul lacunar (250), după cum rezultă din determinările făcute de Makrousov (1981). Raportat la suprafaţa foliară, numărul de cloroplaste variază între 10 şi 21 x* $10^6/cm^2$.

Conţinutul frunzelor în pigmenţi clorofilieni variază în funcţie de poziţia frunzei pe plantă, respectiv în funcţie de gradul de maturitate. Astfel, conform datelor analitice obţinute de Sestak şi Catsky (1962), conţinutul în clorofilă variază între 0,25 g/m^2 în frunza a 2-a de la baza plantei şi 0,41 g/m^2 în frunza a 9-a. După înflorire conţinutul în clorofilă scade în proporţie mai mică la frunzele apicale şi în proporţie mai mare la cele bazale (DeJong şi Woodlief, 1978).

Conţinutul în clorofilă *a* al frunzelor de tutun variază în funcţie de soi între 2,089 şi 55,948 mg/l, iar cel de clorofilă *b* între 0,108 şi 5,352 mg/l (Aniţia şi Marinescu, 1992). După Davtyan şi Babakhanyan (1979), conţinutul în clorofilă *a* şi *b*, la începutul perioadei de vegetaţie, este de 91, respectiv 24 mg/100 g substanţă proaspătă, creşte în perioada de înflorire la 105, respectiv 35 mg/100 g şi scade în perioada de fructificare la 53, respectiv 12 mg/100 g.

Raportul clorofilă *a/b* are valoarea 3,79 la începutul vegetaţiei, scade la 2,95 în perioada de înmugurire, la 2,88 în perioada de înflorire şi creşte la 4,66 în perioada de fructificare. După Amiri (1971), valoarea acestui raport este mai mare în perioada de creştere a frunzelor, după care scade la început mai rapid şi apoi mai lent.

Radiaţiile solare stimulează biosinteza pigmenţilor carotenoizi în frunzele tinere (Harris şi Naylor, 1968), iar acumularea clorofilei este însoţită de scăderea conţinutului în pigmenţi carotenoizi.

Conţinutul în pigmenţi carotenoizi din frunzele de tutun variază, după Aniţia şi Marinescu (1992), între 1,541 şi 8,536 mg/l. Cele mai mici valori ale conţinutului în carotenoide s-a determinat la frunzele bazale (0,647–0,738 mg/g subst. uscată) şi cele mai mari la frunzele din zona apicală (2,220–2,405). Conţinutul de pigmenţi carotenoizi

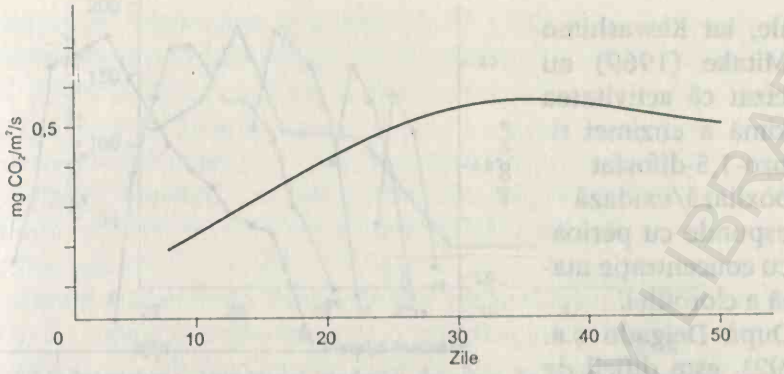

Fig. 13.3. Dinamica fotosintezei nete pe parcursul ontogenezei frunzelor de tutun (Wada, 1968)

din frunzele de tutun a fost mai scăzut în condiţii de aprovizionare redusă a solului cu azot şi fosfor. În condiţiile unei bune aprovizionări cu fosfor şi potasiu a plantelor de tutun s-a constatat creşterea conţinutului de carotenoide din frunze, dar diferenţa dintre frunzele de la bază şi cele din vârf s-a redus.

Davtyan şi Babakhanyan (1979) au constatat că pe parcursul perioadei de vegetaţie are loc scăderea conţinutului în pigmenţi carotenoizi din frunzele de tutun de la 32 mg/100 g substanţă proaspătă la 28 mg/100 g, în perioada de fructificare.

Intensitatea fotosintezei nete, determinată la soiul de tutun *Mammoth*, a variat între 0,05 şi 0,90 mg $CO_2/m^2/s$ (Rawson şi Haskett, 1974; Rawson şi Woodlief, 1978). Limitele de variaţie a intensităţii procesului de fotosinteză au fost de 8–11 μ mol $CO_2/m^2/s$.

După Rawson şi Hackett (1974), intensitatea maximă a fotosintezei nete se realizează în faza când frunzele au atins 37 % din suprafaţa lor maximă (*Fig. 13.3.*). După Wanada (1968), această suprafaţă se realizează după 30–35 zile de la formarea frunzelor (*Fig. 13.4.*).

Davtyan şi Babakhanyan (1979) au precizat că intensitatea procesului de fotosinteză, exprimată în mg CO_2/kg/oră, a avut valoarea 11,7 la începutul perioadei de vegetaţie, a crescut la 12,3 în perioada de înmugurit şi la 12,8 la înflorit şi a scăzut la 4,4 în perioada de fructificare. Intensitatea procesului de fotosinteză a plantelor cultivate în soluţie hidroponică a fost de 1,55 ori mai mare comparativ cu cea determinată la plantele cultivate pe sol.

Sestak şi Katsky (1963) au constatat existenţa unei corelaţii semnificative între intensitatea fotosintezei nete şi concentraţia clorofilei

totale, iar Kawashimo şi Mitake (1969) au precizat că activitatea maximă a enzimei ribulozo-1,5-difosfat carboxilază/oxidază corespunde cu perioada cu concentraţie maximă a clorofilei.

După Dejgado ş.a. (1992), este dificil de stabilit o corelaţie între fotosinteză şi producţie, dar Ashley şi Boerma (1989) apreciază că intensitatea fotosintezei din timpul perioadei de creştere este strâns corelată cu producţia.

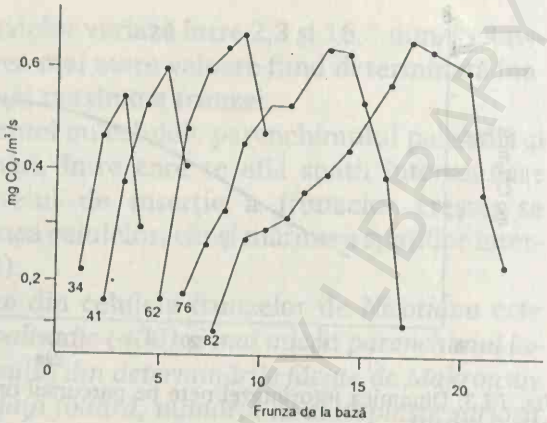

Fig. 13.4. Intensitatea fotosintezei nete la frunzele plantelor în vârstă de 34, 41, 62, 76 şi 82 de zile de la semănat (Rawson şi Hackett, 1974)

Factorii externi şi, în special, intensitatea luminoasă şi temperatura au o influenţă marcantă asupra procesului de fotosinteză.

Decker (1959) a constatat că la intensitatea luminoasă de 5 500 lx fotosinteza netă are valoarea de 5,8 mg CO_2/dm^2/oră. Creşterea intensităţii luminoase la 11 500 lx a determinat intensificarea fotosintezei nete la 11,5 mg CO_2/dm^2/oră, iar la 14 500 lx intensitatea acestui proces a fost de 16,9 mg CO_2/dm^2/oră.

Temperatura determină, conform legii lui Van't Hoff, intensificarea procesului de fotosinteză. Astfel, Decker (1959) a constatat că la temperatura de 17,5 °C intensitatea fotosintezei nete a fost de 15,1 mg CO_2/dm^2/oră. Creşterea temperaturii la 25,5 °C a determinat intensificarea fotosintezei nete până la valoarea de 16,9 mg CO_2/dm^2/oră, iar la temperatura de 33,5 °C intensitatea acestui proces a fost de 14,4 mg CO_2/dm^2/oră.

Punctul de compensaţie pentru oxigen reprezintă concentraţia de oxigen şi de dioxid de carbon la care schimbul de oxigen este nul. La o concentraţie a dioxidului de carbon de 200 ppm punctul de compensaţie corespunde cu o concentraţie a oxigenului de 23 %, la 350 ppm CO_2 punctul de compensaţie corespunde cu 27 % O_2, iar la 700 ppm CO_2 punctul de compensaţie corespunde cu 35 % O_2 (Tolbert ş.a., 1995).

Fig. 13.5. Intensitatea respiraţiei frunzelor de tutun, în funcţie de poziţia pe plantă (Rawson şi Hackett, 1974)

Punctul de compensaţie pentru dioxid de carbon creşte de la 50 ppm la o concentraţie de 21 % oxigen, la 220 ppm CO_2 la concentraţia oxigenului de 100 %.

La concentraţii scăzute de dioxid de carbon şi ridicate de oxigen este inhibată activitatea carboxilazică a ribulozo-1,5-difosfat carboxilazei/oxidază şi se acumulează malat ca urmare a faptului că fosfoenolpiruvat carboxilaza este mai puţin sensibilă la variaţiile componentelor gazoase din atmosferă.

Intensitatea procesului de fotorespiraţie are valori scăzute la frunzele de la baza plantei, creşte spre cele superioare şi scade lent la cele foarte tinere (Kisoki ş.a., 1973).

După Zelitch (1971), la temperatura de 25 °C procesul de fotorespiraţie determină pierderea a aproximativ 25 % din dioxidul de carbon fixat iniţial, iar la 35 °C pierderile se ridică la 50 %. Aniţia şi Marinescu (1992) apreciază că procesul de fotorespiraţie reprezintă aproximativ 1/6 din intensitatea fotosintezei brute.

Intensitatea procesului de respiraţie a frunzelor de tutun a fost în medie de 0,5 μmol/m^2/s.

În cazul tutunului din soiul *Mammoth* valoarea intensităţii procesului de respiraţie este mai mare la frunzele din zona apicală a plantei (*Fig. 13.5.*), scade spre frunzele bazale şi prezintă o intensificare la frunzele senescente (Rawson şi Hackett, 1974). După Aniţia şi Marinescu (1992), frunzele tinere au o intensitate respiratorie de 2–10 ori mai mare comparativ cu a celor bătrâne.

Davtyan şi Babakhanyan (1979) au constatat că intensitatea procesului de respiraţie a frunzelor de tutun, exprimată în mg

CO_2/dm^2/oră, creşte de la 9,5, la începutul perioadei de vegetaţie, la 8,9 în perioada de înmugurire, 9,7 la înflorire şi 11,1 la fructificare.

Şerbănescu (1966) a constatat că intensitatea procesului de respiraţie a frunzelor de tutun din soiul *Virgina* a variat între 1,92 şi 2,21 ml O_2/dm^2/oră, iar determinările făcute de Volodarski şi Bykovskaia (1954) au precizat că la temperatura de 20 °C, intensitatea acestui proces este de 265 mg CO_2/kg/oră.

Straeten ş.a. (1995) au constatat că acidul salicilic stimulează procesul de respiraţie, precum şi ciclul respirator alternativ, ceea ce determină creşterea temperaturii de pe suprafaţa frunzelor.

În paralel cu procesul de respiraţie cianidin sensibil se desfăşoară şi **respiraţia alternativă**, cianidin intensivă, a cărei intensitate a variat între 0,06 şi 0,18 μmol $O_2/m^2/s$.

Vanherberghe şi McIntosh (1992) au constatat că trecerea mitocondriilor extrase din frunzele de tutun de la temperatura de 30 °C la 18 °C a determinat creşterea de 5 ori a respiraţiei alternative, corelat şi cu creşterea conţinutului oxidazei alternative cu greutatea de 35 kDa.

Calme Jaune (citată de Aniţia şi Marinescu, 1992) a constatat că valoarea câtului respirator variază în următoarele limite: 1,4 la frunza a 12-a, 1,3 la frunzele 12–15, după care creşte la 1,45 la frunzele 16–17 şi la 1,7 la frunza a 18-a.

Intensitatea procesului de transpiraţie variază în principal în funcţie de soi şi condiţiile mediului ambiant.

Determinările efectuate de Piescu (1934) au evidenţiat că intensitatea procesului de transpiraţie a variat între 57,5 mg H_2O/dm^2/oră la soiul *Sătmărean* şi 124,4 mg H_2O/dm^2/oră la soiul *Molovata*.

Creşterea temperaturii cu 10 °C, în limitele 25–35 °C, a determinat intensificarea procesului de respiraţie în medie de 2,2 ori. Din această cauză valorile maxime ale intensităţii procesului de transpiraţie au fost determinate în zona de sud a României între orele 9 şi 11.

Aniţia şi Marinescu (1992) menţionează că intensitatea acestui proces este mai mare la frunzele tinere, la cele provenite din culturi fertilizate cu azot şi care au o rezervă optimă de apă în sol. Fertilizarea cu îngrăşăminte fosfatice a inhibat acest proces, în timp ce îngrăşămintele potasice nu au avut un efect evident.

Frunzele de *Nicotiana* acumulează pe parcursul perioadei de vegetaţie diferiţi **compuşi chimici**, care conferă calitatea tutunului. Conţinutul în nicotină variază între 0,3 şi 2,0 % şi poate ajunge până

la 14 % la specia *Nicotiana rustica* (Bîlteanu, 1992). Conţinutul în substanţe minerale este în medie de 17 %, iar glucidele variază între 2–3 % din substanţa uscată. Frunzele de tutun mai conţin acizi organici, răşini şi uleiuri volatile.

Analiza frunzelor provenite de la plantele din 5 linii de tutun efectuată de Delgado ş.a. (1992) a precizat următoarele linii de variaţie pentru principalele componente chimice:

greutatea uscată	30,9–42,9 g/m^2
carbon	12,07–17,41 g/m^2 sau 39,5–40,76 % subst. uscată
azot	0,78–0,98 g/m^2 sau 1,83–2,81 % subst. uscată
sulf	0,16–0,17 g/m^2 sau 0,37–0,52 % subst. uscată
clorofilă *a+b*	300–361 mg/m^2
raport clorofilă *a/b*	3,55–3,78
caroten	42–52 mg/m^2
alcaloizi	45,6–63,2 mg/m^2.

Conţinutul în **apă** al frunzelor de tutun este mai mare la începutul perioadei de vegetaţie şi scade pe parcursul acesteia. Astfel, Vlădescu (1934) a constatat că după 9 zile de plantare a răsadului de tutun în câmp, frunzele au avut un conţinut de 92,06 % apă, care a scăzut după 96 zile de la plantare la 75,40 %. Scăderea conţinutului în apă al frunzelor determină creşterea valorii presiunii osmotice. Astfel, Puzzili (1952) a constatat că valoarea presiunii osmotice a sucului celular din frunzele de tutun de aceeaşi vârstă a crescut de la 10,07 atm., în data de 25 iulie, la 14,96 atm., în 10 septembrie.

Pe parcursul perioadei de creştere a frunzelor are loc acumularea **glucidelor**. Cel mai mare conţinut de glucide totale s-a determinat la maturitatea tehnică (11,04 % din subst. uscată), după care scade în faza de senescenţă la 8,26 % din subst. uscată (Smirnov, 1954). Din totalul conţinutului de glucide, amidonul şi dextrinele reprezintă 62,20 %, zaharoza 15,52 %, maltoza 12,18 % şi monoglucidele 10,10 %.

Conţinutul în **azot total** variază în funcţie de soi între 1,615 şi 3,247 % din subst. uscată (Mohnacev, 1983). Vlădescu ş.a. (1938) au constatat că cel mai mare conţinut de azot total se găseşte în frunzele din vârful plantei (3,91 % din subst. uscată) şi cel mai mic conţinut în cele de la baza plantei (1,48 % din subst. uscată). Analizele efectuate la o frunză au evidenţiat că valoarea minimă a conţinutului de azot total a fost determinată în celulele de la baza limbului şi din apropierea nervurii principale, iar valoarea maximă în celulele situate pe marginea limbului.

Metabolizarea azotului mineral se face şi cu participarea glutamin sintetazei, care are două forme codificate de doi cADN. Una din genele care codifică forma se găseşte în rădăcini şi flori, iar a doua în principal în tulpini şi mai puţin în rădăcini şi flori. La nivel celular glutamin sintaza este localizată în stroma cloroplastelor şi plastidelor din frunzele maturate, sepale şi petale, iar în citosol a fost identificată în ţesutul vascular din frunze şi în flori (Dubois ş.a., 1996).

Conţinutul mediu de **acizi organici** din frunzele a 4 soiuri de tutun este de 1,445 % (Chaplin, 1977). Dintre aceşti acizi, ponderea o deţine acidul citric (0,272 %), urmat de acidul malic (0,713 %), acidul oxalic (0,049 %) şi acidul succinic (0,030 %).

Conţinutul în **compuşi fenolici** din frunzele de tutun variază, după Tsao şi Chaplin (1977), între 7,17 şi 7,92 % din subst. uscată. Cel mai mare conţinut a fost determinat în ţesuturile tinere din vârful plantei, iar ponderea între aceste substanţe o deţine acidul clorogenic (0,76–1,13 % din subst. uscată).

Conţinutul în **substanţe minerale** din frunzele de tutun este în medie de 17,2 % din subst. uscată (Kissling, 1925). Ponderea o deţine CaO (36,0), urmat de K_2O (29,1 %), MgO (7,4 %), Cl (6,7 %), SO_3 (6,0 %), SiO_2 (5,8 %), P_2O_5 (4,7 %), Na_2O (3,2 %), şi Fe_2O_3 (2,0 %).

Influenţa factorilor ambianţi asupra procesului de creştere a plantelor de tutun este foarte evidentă.

Temperatura optimă pentru creşterea plantelor de tutun este cuprinsă între 22 şi 27 °C (Aniţia ş.a., 1974), dar pentru perioade scurte poate suporta şi temperaturi negative (–1 ...–2 °C). Temperatura activă pentru creşterea plantelor de tutun este de 5 °C, iar suma temperaturilor active din perioada de vegetaţie este de 2 500–1 900 °C.

Temperaturile ridicate care produc stresul termic determină sinteza a două grupe de polipeptide, unele cu greutatea moleculară de 53, 36 şi 22 kDa şi altele de 37 şi 16 kDa, care se leagă cu calmodulinul. Expresia genelor care codifică aceste proteine a fost identificată după 15 minute de expunere la 38 °C şi are intensitatea maximă după 1,5 ore. Lu ş.a. (1997) apreciază că procesele mediate de calmodulin – Ca^{2+} au rol în răspunsul plantelor de tutun la şocul termic.

Temperaturile scăzute însoţite de precipitaţii abundente diminuează aroma caracteristică frunzelor de tutun, în timp ce temperaturile ridicate o îmbunătăţesc. Temperaturile ridicate însoţite de secetă determină reducerea suprafeţei foliare şi, respectiv, a producţiei, dar,

în acelaşi timp, stimulează procesul de acumulare a nicotinei în frunze.

Gena FADF din cloroplast codifică biosinteza desaturazei omega-3 a acizilor graşi, care este responsabilă de formarea acizilor trienoici din frunze. Acumularea acestora în frunze este necesară pentru dezvoltarea şi creşterea normală a frunzelor la temperaturi coborâte (Kodama ş.a., 1995).

Umiditatea solului are un efect foarte evident asupra procesului de creştere a plantelor de tutun. La un conţinut de apă al solului de 80–85 % plantele de tutun manifestă începutul procesului de ofilire, pentru ca la umiditatea de 70 % frunzele să fie ofilite (Goodall, 1958).

Stresul hidric inhibă diviziunea şi extensia celulară, reducând suprafaţa fotosintetizantă (Clough şi Milthrope, 1975). În acelaşi timp, determină închiderea stomatelor de la frunzele bazale şi ulterior la cele din vârful plantei (Turner, 1974), diminuând prin aceasta fotosinteza netă.

Fertilizarea constituie una din verigile tehnologiei de cultură care poate să determine stimularea procesului de creştere şi sporirea producţiei de frunze de tutun. Bîlteanu (1992) menţionează că pentru o producţie de 1 500 kg/ha frunze uscate este necesară aplicarea a 128 kg N, 30 kg P_2O_5 şi 182 kg K_2O.

Azotul are un rol deosebit, deoarece stimulează creşterea frunzelor în dimensiuni şi acumularea nicotinei şi prelungeşte durata de viaţă a acestora. Mitreva (1988) a constatat că cea mai mare acumulare de substanţă uscată şi de compuşi azotaţi se realizează în cazul unei fertilizări combinate cu azot nitric şi azot amoniacal, în care raportul dintre acestea să fie 25:75.

Drossopoulos ş.a. (1997) au fertilizat plantele de tutun din soiul *Nyrodata Agrinion* cu 50 şi 100 kg azotat de amoniu/ha şi au constatat că azotul total acumulat în frunze creşte de la cele inferioare spre cele superioare. Astfel, înainte de legarea fructelor, azotul total din frunzele bazale a variat între 1,6 % la martor, 1,9 % la varianta fertilizată cu 50 kg azotat de amoniu /ha şi 1,8 % la varianta cu 100 kg/ha. După legarea fructelor concentraţia de azot total a scăzut la 1,9 %, 2,1 % şi, respectiv, 2,2 % în frunzele inferioare şi 3,4 %, 3,3 % şi, respectiv, 3,2 % în frunzele superioare.

Înlăturarea azotului din soluţia nutritivă a determinat după 8 zile reducerea intensităţii procesului de fotosinteză cu 35 %, a conţinutu-

lui de ribulozo-1,5-difosfat carboxilază/oxidază cu 62 %, precum şi a activităţii acestei enzime (Paul şi Driscoll, 1997).

Potasiul aplicat în cantitate mare scurtează perioada de vegetaţie, stimulează procesul de fotosinteză şi îmbunătăţeşte calitatea tutunului.

Ozonul are efecte negative asupra plantelor, diminuând intensitatea procesului de fotosinteză, creşterea rădăcinilor şi a tulpinilor şi dereglând formarea florilor. S-a constatat, de asemenea, că ozonul accelerează senescenţa şi reduce producţia (Heagle, 1989).

Soiurile rezistente la acţiunea ozonului au o concentraţie mai mare de poliamine care inhibă peroxidarea lipidelor membranale, menţinând structura acestora. Soiurile sensibile produc sub acţiunea stresului etilenă, care stimulează procesul de maturare şi de senescenţă.

Lezarea mecanică a ţesuturilor plantelor de tutun determină brunificarea acestora, proces în care sunt implicate peroxidazele. În ţesuturile afectate, Lagrimini (1991) a constatat legarea acizilor polifenolici de proteine sau de alţi constituenţi celulari şi polimerizarea cinamil alcoolilor în lignine şi suberine.

Salinitatea mărită a solului (428 mmol ClNa) reduce turgescenţa şi creşterea celulelor. Adaptarea la condiţiile de salinitate determină realizarea unei producţii similare cu cea obţinută pe terenurile nesaline. Schnapp ş.a. (1991) consideră că homeostazia metabolică guvernează în acest caz producţia de biomasă.

13.3. Fiziologia procesului de dezvoltare la *Nicotiana*

Inducţia florală la plantele de tutun este determinată de factorii de mediu şi hormonali, care modifică expresia genelor specifice.

Durata **fotoperioadei** reprezintă un factor esenţial pentru înflorirea plantelor de tutun. Încă din anul 1920 Garner şi Allard au precizat că soiul de tutun *Maryland mammoth* înfloreşte numai în condiţiile expunerii la fotoperioade scurte, sub 12 ore de lumină pe zi. Aniţia şi Marinescu (1992) menţionează că *Nicotiana tabacum* este o plantă de zi scurtă, în timp ce *Nicotiana sylvestris* este o plantă de zi lungă.

Tutunul fiind o plantă anuală, este indiferentă din punctul de vedere al vernalizării şi ca urmare nu necesită expunerea la temperaturi

coborâte, pozitive, pentru a înflori, dar temperaturile coborâte grăbesc inducţia florală, în timp ce temperaturile ridicate o întârzie.

Rideout ş.a. (1992) au constatat în timpul inducţiei florale un dezechilibru aparent între concentraţia glucidelor şi cea a azotului, în meristemul apical. Aceasta sprijină ipoteza elaborată de Raper (1988), care presupune că inducţia florală este influenţată de acest dezechilibru nutritiv. De asemenea, condiţiile de stres modifică cantitatea de amidon şi de glucide reducătoare, influenţând balanţa azot/glucide solubile. Peeters ş.a. (1991) au constatat că inducţia florală se realizează *in vitro*, în prezenţa auxinelor şi a citochininelor. Citochininele se pare că joacă un rol-cheie în inducţia florală, iar auxina stimulează creşterea mugurilor florali.

Richard ş.a. (1992) au identificat în florile imature de tutun şi în celulele explantelor prezenţa taumatinei, o proteină ce conţine 8 legături disulfid şi care stimulează formarea florilor. Sinteza acestei substanţe are loc în meristemul floral nou diferenţiat şi în celulele parenchimatice şi se crede că are rol în diferenţierea florală.

McDaniel (1996) consideră că un semnal provenit de la rădăcini menţine creşterea vegetativă şi previne înflorirea plantelor tinere. Pe parcursul procesului de creştere, meristemul vegetativ câştigă o mai mare competenţă pentru a răspunde la stimulii proveniţi din frunze, până într-o etapă determinată când are loc producerea de stimuli florali. Acest proces stabileşte nu numai timpul de iniţiere a înfloririi, dar reglează şi numărul de noduri care se formează.

Kempin ş.a.(1993) au identificat în meristemul floral al plantelor de tutun existenţa unor gene asemănătoare cu genele înfloritului, care au fost bine studiate la *Arabidopsis*. Astfel, gena NAG 1 omologă cu AGAMOUS din *Arabidopsis*, converteşte sepalele şi petalele în carpele şi stamine.

În timpul inducţiei florale s-a constatat creşterea cu 100 % a activităţii H^+–ATP-azei, corelat cu creşterea sensibilităţii ATP-azei la acţiunea auxinei (Santoni ş.a., 1991).

Florile de *Nicotiana* sunt grupate într-un racem situat în vârful plantei. Ele sunt gamopetale şi au culoarea albă sau roz.

Durata perioadei de la formarea bobocului floral şi până la deschiderea acestuia este de 14 zile. Perioada de înflorire durează 25–30 de zile, la început se deschide floarea centrală şi apoi cele laterale (Bîlteanu, 1992).

Polenizarea este, în general, autogamă, iar fructul este o capsulă biloculară, ce conţine 2 000–4 000 seminţe.

Flavonolii: quercetină, kampferol şi mircetină identificaţi în anterele florilor de tutun au avut un rol stimulator asupra germinării polenului (Ylstra ş.a., 1992).

Ţesutul stilului conţine proteine bogate în prolină (TSS-protein), care se crede că prezintă importanţă pentru interacţiunile cu tubul polinic. Aceste proteine sunt puternic glicozilate, au greutatea moleculară cuprinsă între 50 şi 100 kDa şi se găsesc între celulele stilului printre care pătrunde tubul polinic. Kapkova ş.a. (1993) au constatat că greutatea moleculară a acestor proteine este de 66 şi 69 kDa. Conţinutul în ARNm şi proteine STS creşte în timpul înfloritului şi realizează un maximum în apropierea antezei, care se menţine 3–4 zile după polenizare, timp în care tubul polinic creşte spre ovar. Analizele efectuate au evidenţiat existenţa unei variaţii a conţinutului de proteine STS în pistil. Iniţial cantitatea maximă se găseşte în zona terminală a stilului şi progresează spre partea bazală, pe măsura creşterii tubului polinic.

Producţia în cazul tutunului este reprezentată de frunze, în care se acumulează 30 de alcaloizi. Aceştia sunt compuşi organici heterociclici cu azot, derivaţi ai piridinei, dar şi cu nucleu indolic. Dintre aceşti alcaloizi ponderea o deţine nicotina, care reprezintă 95–97 % din total şi care este urmată de nornicotină şi de anabazină.

Sisson şi Saunders (1983) au determinat conţinutul principalilor alcaloizi din 1 108 forme de *Nicotiana* cultivate în SUA şi au constatat următoarele limite de variaţie:

alcaloizi totali:	0,2.... 65,5 mg/g	substanţă uscată;
nicotină	0.....64,4	"
nornicotină	0..... 42,7	"
anabazină	0..... 4,0	"
anatabină	0..... 3,5	".

Alături de aceşti alcaloizi au mai fost identificaţi: nornicotirina, miosmina, iso-nicoteina, metanicotina, nicotellina, metil nicotina, cotinina, N-oxid nicotina, acidul nicotinic şi amida acidului nicotinic (vitamina PP).

Embrionul seminal nu conţine alcaloizi şi aceştia încep să se biosintetizeze în rădăcinile tinere, încă din faza de germinare. Schiltz şi Conssirat (1971) au constatat că cea mai mare cantitate de alcaloizi se biosintetizează în primele 10 zile de creştere a plantulelor de *Nicotiana tabacum* şi în primele 15 zile a celor de *Nicotiana rustica*.

Nicotina se biosintetizează la nivelul rădăcinilor din ornitină sau arginină, care sunt decarboxilate şi metabolizate la formele conjuga-

te de spermină, spermidină şi putresceină. Putresceina este metabolizată în continuare, cu formarea de nicotină.

Biosinteza nicotinei are loc în celulele tinere ale periciclului, în mici vezicule care se formează din reticulul endoplasmatic sau din complexul Golgi şi care conţin enzimele implicate în acest proces. Membranele acestor vezicule sunt permeabile pentru compuşii terţiari, care se pot forma şi în alte părţi ale celulelor. Ulterior veziculele care conţin compuşii cuaternari fuzionează cu vacuola, iar aceşti compuşi pot suferi transformări şi sub influenţa enzimelor existente la interiorul vacuolelor (Hashimoto şi Yamada, 1996).

Hibi ş.a. (1994) au precizat că două gene nucleare NIC 1 şi NIC 2 reglează conţinutul în nicotină din frunzele de tutun. Aceste gene pot regla activitatea enzimelor implicate în acest proces, rezultând scăderea conţinutului de nicotină şi creşterea celui de poliamine. Conversia nicotinei la nornicotină este controlată de o singură genă.

Dawson (1960) consideră că nornicotina se formează prin demetilarea nicotinei în frunzele plantei de tutun, iar anabazina poate fi sintetizată atât în frunze, cât şi în rădăcini.

Nicotina sintetizată în rădăcini este transportată prin xilem, spre frunze, în care se depozitează. Datorită acestui fapt, tulpinile şi rădăcinile sunt sărace în alcaloizi.

Principalii factori interni care determină acumularea alcaloizilor şi, respectiv, a nicotinei sunt: soiul, organul, poziţia frunzei pe plantă şi poziţia celulelor pe suprafaţa limbului foliar.

Conţinutul în nicotină al frunzelor variază în funcţie de **soi** între 0,10 % şi 3,58 % (Tsao şi Chaplin, 1977). Aniţia (1949) a constatat că limitele de variaţie a conţinutului de nicotină din 5 soiuri de tutun cultivate în România au variat între 0,935 % s.u. (*Ialomiţa*) şi 3,095 % s.u. (*Yake de Drăgăşani*).

Analizele efectuate de Deletang şi Loche (1970) la tutunul brun de tip *Paraguay* au evidenţiat că alcaloizii totali au următoarea **repartiţie în organele plantelor de tutun**: 24,0 % în rădăcinile secundare, 13,1 % în rădăcinile principale, 6,3 % în tulpină, 18,3 % în frunzele de la baza plantei, 17,6 % în cele de la mijlocul plantei şi 18,3 % în frunzele din vârful plantei.

Vlădescu (1940) a precizat modul cum variază conţinutul de nicotină din frunze, în funcţie de **poziţia acestora pe plantă**. În cazul soiului *Molovata* cel mai mare conţinut în nicotină a fost determinat la frunzele 2–3 de la baza plantei. La soiul *Sătmărean* conţinutul maxim de nicotină a fost determinat la frunzele 4–6, iar la soiul *Ghimpaţi*, la

frunzele 6–9 de la baza plantei. Cel mai mic conţinut în nicotină a fost determinat la frunzele tinere din vârful plantei.

Din sinteza rezultatelor obţinute pe plan mondial făcută de Aniţia şi Marinescu (1992) rezultă că unele soiuri ca *Trapezund, Samsun, American Paraguay* şi *Pas de Calais* acumulează cel mai mare conţinut de nicotină în frunzele din vârful plantei. La soiurile *Durbec* şi *Macedonia* conţinutul maxim de nicotină s-a determinat în frunzele de la mijlocul plantei, în timp ce la soiurile *Molovata* şi *Sătmărean* conţinutul maxim s-a determinat în frunzele de la baza plantei.

În cazul unei frunze conţinutul maxim de nicotină a fost determinat în celulele din vârful limbului şi de pe marginea acestuia (Vlădescu, 1940).

Principalii factori externi care determină acumularea alcaloizilor şi, respectiv, a nicotinei sunt: cârnitul, fertilizarea şi conţinutul în apă al solului.

Terill (1965) a constatat că aplicarea **cârnitului** stimulează acumularea alcaloizilor în plantele de tutun şi intensifică conversia nicotinei la nornicotină. Cercetările efectuate de Vlădescu (1950) cu tutun din soiul *Molovata* au precizat că în cazul plantelor necârnite conţinutul de nicotină a scăzut de la 0,97 % în frunzele bazale la 0,19 % în cele din vârful plantei. În cazul plantelor cârnite s-a constatat creşterea conţinutului mediu de nicotină de 1,9 ori, precum şi o inversare a repartiţiei conţinutului de nicotină. Cea mai mică cantitate a fost determinată în frunzele bazale (0,66 %) şi cea mai mare în frunzele din vârful plantei (1,47 % din subst. uscată).

Fertilizarea cu îngrăşăminte azotate stimulează acumularea nicotinei în frunzele de tutun. Astfel, creşterea conţinutului de azot din sol de la 0,001 g N/kg sol la 0,750 g N/kg sol a determinat sporirea conţinutului de nicotină din frunzele soiului *Bărăgan 230,* de la 0,323% la 3,770 % din subst. uscată. Creşterea conţinutului de azot din sol peste această limită a determinat scăderea conţinutului de nicotină din frunze (Aniţia şi Voiculescu, 1960).

Parshikova ş.a. (1984) au stabilit corelaţia dintre regimul de fertilizare şi conţinutul de nicotină a frunzelor de tutun. Conţinutul de nicotină a fost 0,88 % la o fertilizare cu N_{20} P_{60} K_{20}, 1,0 % la fertilizarea cu N_{40} P_{60} K_{60}, 1,31 % la N_{60} P_{60} K_{60} şi 1,46 % la fertilizarea cu N_{80} P_{60} K_{60}. Fertilizarea cu 60–80 kg azot/ha, 60 kg/ha fosfor şi 60 kg/ha potasiu a determinat realizarea unor frunze cu însuşiri tehnologice superioare.

Conţinutul scăzut în apă din sol determină creşterea conţinutului în nicotină al frunzelor de tutun de 1,4–3,8 ori comparativ cu cel al frunzelor provenite de la plantele bine aprovizionate cu apă (Aniţia, 1948). Astfel, conţinutul în nicotină din frunzele a 6 soiuri de tutun, provenite de la o cultură bine aprovizionată cu apă, a variat între 0,386 şi 0,858 % din subst. uscată. Frunzele provenite de la plantele din cultura al cărei sol a avut un conţinut scăzut în apă au avut un conţinut de nicotină de 0,772–3,095 % din substanţa uscată.

Davtyan şi Babakhanian (1979) au studiat cultura hidroponică a plantelor de tutun, în condiţiile din Armenia. Rezultatele obţinute au evidenţiat că plantele din cultura hidroponică au avut înălţimea mai mare cu 70–80 cm, numărul de frunze pe plantă a fost mai mare cu 115, numărul de frunze comerciale cu 45, iar conţinutul în nicotină de două ori mai mic comparativ cu varianta-martor.

Lezarea ţesuturilor din plantele de tutun determină sinteza acidului jasmonic. Acesta induce expresia genelor care codifică biosinteza de proteine bazice. Controlul activităţii acidului jasmonic este efectuat de citochininele endogene (Sano ş.a., 1996).

Răspunsul hipersenzitiv al plantelor de tutun la atacul patogenilor este asociat cu sinteza de acid salicilic care induce genele ce codifică sinteza proteinelor acide corelate cu patogeneza (PR) şi cu achiziţionarea sistematică a rezistenţei la viruşi, ciuperci şi bacterii. Ca răspuns la atacul mozaicului tutunului sunt induse genele patogenezei care au fost clasificate în 5 grupe, fiecare codificând sinteza de proteine acide extracelulare sau proteine bazice vacuolare (Bol ş.a., 1996). Hertz ş.a. (1993) au izolat din frunzele de tutun soiul *Samsun*, un cADNs ce codifică sinteza unui inhibitor al serin proteinazei, care are specificitate pentru proteaza produsă de virusul tutunului.

Proteina harpin produsă de *Ervinia amylovora* este un elicitor pentru răspunsul hipersenzitiv al plantelor de tutun (Backer ş.a. 1993).

Phytophthora nicotianae determină răspunsuri de apărare care constau în biosinteza fitoalexinelor, lignineloor şi a hidrolazelor. Sinteza sesquiterpenoidului fitodexin a fost detectată după 3–4 ore de la atacul patogen şi realizează un maximum după 20–28 ore. Biosinteza şi depozitarea lignineloor a fost detectată după 4 ore şi are un maximum după 12–96 ore. Inducţia β-13-glucanazelor celulare sau extracelulare a fost observată după 4 ore şi realizează un maximum după 8–12 ore. Activitatea chitinazei intra- şi extracelulare a fost detectată după 8 ore de la atacul patogen şi a realizat un maximum după 16 ore (Oelofse şi Dubery, 1996).

Sela-Buurlage ş.a. (1993) au precizat că izoformele de β-1,3-glucanaze şi chitinazele acţionează sinergic şi au un rol activ antifungic.

BIBLIOGRAFIE

Amiri, Z. – Ann SEITA-DEE sect.2, 8, 73–121.

Aniţia, N. – Bul. Tutun. 1948.

Aniţia, N., Ilie, C., Voiculescu, M. – Simpozion Coresta, Istanbul, 1960, 36–53.

Aniţia, N. ş.a. – Tehnologia culturii tutunului, Bucureşti, 1974.

Aniţia, N., Marinescu, P. – Fiziologia şi biochimia tutunului. Editura Tehnică, 1992.

Ashley, D.A., Boerma, H.R. – Crop Sci. 1989, 29, 1042–1045.

Avery, G.S. – Amer. J. Bot. 1933, 20, 565–592.

Baker, C.J. ş.a. – Plant. Physiol. 1993, 102, 1341–1344.

Barnes, J.D. ş.a. – J. Exp. Bot. 1996, 47, 99–109.

Bîlteanu, G. – Fitotehnie, vol. 2, Bucureşti, 1991.

Bol, J.F. ş.a. – Plant. Growth Regul. 1996, 18, 87–91.

Brohult, S., Sandergren, E. – The Proteins, vol. 2 A, New York, 1954.

Chaplin, J.F. – Beitr. Tob. Forsch. 1975, 8, 4–12.

Clough, B.F., Milthrope, F.L. – Aust. J. Plant. Physiol. 1975, 2, 291–300.

Davtyan, G.S., Babakhanyan, M.A. – Mineral Nutrition of Plants, Sofia, 1979, 349–355.

Dawson, R.F. – Amer. Sci. 1960, 48, 321–340.

Dejgado, E. ş.a. – Plant. Physiol. 1992, 98, 949–984.

DeJong, D.W., Woodlief, W.G. – J. Agric. Food Chem. 1978, 26, 1281–1288.

Deletang, J. – Ann. SEITA-DEE, Paris, 1969, 2, 6.

Deletang, J. – Ann. du tabac. 1977, 14, 110.

Douglass, E.A. ş.a. – Ann. Meeting of the Am.Soc. of Plant. Physiol. Davies, 1984.

Drossopoulos, J.B. – J. Plant. Nutr. 1997, 20, 695–713.

Dubois, F. ş.a. – Plant. Mol. Biol. 1996, 31, 803–817.

Endemann, W. – Zur Trage der Tabakblattes. Ber. Inst. Tabacfosch. Dresda, vol. I, II, 1954–1955.

Feusner, I. ş.a. – Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1995, 92, 11849–11853.

Fleck-Gerndt, G. – Biol. Zentralbl. 1971, 90, 479–506.

Fridovich, I. – în Free Radicals in Biology, vol. I, Londra, New York, 1976.

Galter, R.B. ş.a. – Amer. J. Bot. 1962, 49, 954–970.

Goodall, W.D. – The growing plant. II, Congr. Sci. Inst. Tabac, Bruxelles, 1958.

Hacket, C., Rawson, H.M. – Aust. J. Plant. Physiol. 1974, 1, 271–181.

Harris, J.B., Naylor, A.W. – Tabaco Sci. 1968, 12, 170–176.

Hashimoto, T., Yamada, Y. – Ann. Rev. Plant. Physiol. Plant. Mol. Biol. 1994, 45, 257–285.

Heagle, A.S. – Annu. Rev. Phytopathol. 1989, 27, 397–423.

Hertz, T. ş.a. – J. Biol. Chem. 1993, 268, 16987–16992.

Hibi, N. ş.a. – The Plant. Cell. 1994, 6, 723–733.

Isikawa, S. – Bot. Mag. 1952, 65, 257–261.

Kakie, T. – Soil Sci. Plant. Nutr. 1972, 18, 7–14.

Kawashima, N., Mitake, T. – Agr. Biol. Chem. 1969, 73, 539–543.

Kempin, S.A. ş.a. – Plant. Physiol. 1993, 103, 1041–1046.

Kisaki, T. ş.a. – Plant. Cell Physiol. 1973, 14, 505–514.

Kodama, H. ş.a. – Planta, 1995, 107, 1177–1185.

Kruger, H. ş.a. – Ann. Bot. 1996, 77, 11–16.

Lacy, R.D. ş.a. – Plant. Physiol. 1996, 110, 321–328.

Lagrimini, L.M. – Plant. Physiol. 1991, 96, 577–583.

Langebartels, C. ş.a. – Plant. Physiol. 1991, 95, 882–889.

Leubner-Metzger, G. ş.a. – Planta. 1996, 199, 282–288.

Loche, J. – Ann. SEITA-DEE. Paris, nr.3, 1966.

Lu, Y.T. ş.a. – Plant. Physiol. 1995, 108, 1197–1201.

Mayer, A.M., Poljakoff-Meyber, A. – The Germination of Seeds, Oxford, New York, Toronto, Sydney, Paris, Frankfurt, 1982.

McDaniel, C.N. ş.a. – J. Exp. Bot. 1996, 9, 55–61.

McDaniel, C.N. – J. Exp. Bot. 1996, 47, 465–475.

Mendel, R.R., Muller, A.J. – Mineral Nutrition of Plants. Sofia, 1984, vol. III, 155–162.

Mitreva, N. – Mineral Nutrition of Plants. Sofia, 1988, vol. V, 57–62.

Mohnacev, I.G., Zagorniko, M.G. – Chimia şi fermentaţia tutunului, Moscova, 1983.

Mokronosov, T.A. – Ontogheneticheskii Aspekt Fotosinteza. Moscova, 1981.

Nielsen, M.T., Severson, R.F. – Crop Sci. 1992, 32, 1148–1150.

Oelofse, D., Dubery, I.A. – Int. J. Biochem. Cell Biol. 1996, 28, 295–301.

Parshikova, A. ş.a. – Mineral Nutrition of Plants. Sofia, 1984, 61–63.

Paul, M.J., Driscoll, S.P. – Plant. Cell Environ. 1997, 20, 110–116.

Peters, A.J.M. ş.a. – Plant. Physiol. 1991, 97, 402–408.

Peterson, R.B. – Plant. Physiol. 1991, 97, 1388–1394.

Piescu, A. – Bul. Tutunului. 2, 1938.

Raper, C.D., Downs, R.J. – Agron. J. 1973, 65, 247–252.

Raper, C.D. ş.a. – Bot. Gaz. 1988, 149, 289–294.

Rawson, H.M., Hackett, C. – Aust. Plant. Physiol. 1974, 1,551–560.

Rawson, H.M., Craven, C.L. – Aust. J. Bot. 1975, 23, 253–261.

Rawson, H.M., Woodward, R.S. – Aust. J. Plant. Physiol. 1976, 3, 247–256.

Richard, L. ş.a. – Plant. Physiol. 1992, 98, 337–342.

Rideout, J.W. ş.a. – Int. J. Plant. Sci. 1992, 153, 78–88.

Sano, H. ş.a. – Plant. Cell Physiol. 1996, 37, 762–769.

Santoni, V. ş.a. – Planta. 1991, 185, 227–232.

Schiltz, P., Coussirat, J.C. – Ann. Du tabac. 1973, 10, 75–84.

Schnapp, S.R. ş.a. – Plant. Physiol. 1991, 96, 1289–1293.

Sela-Buurlage, M.B. ş.a. – Plant. Physiol. 1993, 111, 857–863.

Sestak, Z., Catsky, J. – Biol. Plant. 1962, 4, 131–140.

Sestak, Z., Catsky, J. – în Le cloroplaste, croissance et villessement, Paris, 1967.

Severson, R.F. ş.a. – ACS. Symp. Ser. 1994, 551, 172–179.

Slater, R.O. ş.a. – Aust. J. Biol.Sci. 1964, 17, 131–146.

Slavik, B. – Biol. Plant. 1963, 5, 143–153.

Smirnov, A.L. – Bazele fiziologice şi biochimice ale prelucrării tutunului, Moscova, 1954.

Straeten, D. ş.a. – Planta. 1995, 196, 412–419.

Tolbert, N.E. ş.a. – Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1995, 92, 11230–11233.

Toole, E.H. ş.a. – Plant. Physiol. 1975, 30, 473–478.

Tsao, T.C., Chaplin, J.F. – USDA Tehn. Bull. 1977, 1551, 135.

Turner, N.C. – Plant. Physiol. 1974, 53, 360–365.

Vanherberghe, G.C., McIntosh, L. – Plant. Physiol. 1992, 100, 115–119.

Vlădescu, I. – Bul. Tutun. 1934, 4.

Vlădescu, I. – Bul. Tutun. 1940, 307–326.

Volodarski, N.J., Bykovskaya, J.P. – Dokl. Akad. Nauk. URSS, 1954, 95, 187–190.

Wada, Y. – Bot. Mag. (Tokyo), 1968, 81, 25–32.

Wang, H. ş.a. – The Plant. Cell. 1993, 5, 1639–1650.

Weeks, W.W. ş.a. – Agric. Food Chem. 1992, 40, 1911–1916.

Williams, R.F. – The Soot Apex and Leaf Growth, Cambridge, 1975.

Zelitch, I. – Photosynthesis, photorespiration and plant reproductivity, Londra, 1971.

Ylstra, B. ş.a. – Plant. Physiol. 1992, 100, 902–907.

BCU IASI CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

Capitolul 14
BETA VULGARIS, VAR. *ALTISSIMA* L. (SFECLA DE ZAHĂR)

Sfecla de zahăr este cultivată pentru conţinutul ei bogat în glucide (14–20 %).

Soiurile cultivate în România sunt diploide, dar alături de acestea se cultivă şi soiuri triploide şi tetraploide, a căror producţie de zaharoză este mai mare comparativ cu primele.

14.1. Fiziologia germinării seminţelor de sfeclă de zahăr

Seminţele acestei specii se află închise în fruct, care este o nucula. Fructele unite mai multe prin baza lor alcătuiesc o glomerulă, care reprezintă fructul pluricarpic.

Masa a 1 000 glomerule variază între 20 şi 50 g (Bîlteanu, 1992). Rezultă deci că masa medie a unei seminţe este de 2–6 mg. Embrionul a cărui masă rareori depăşeşte 5 mg (Stavitski şi Stavitski, 1965) este înconjurat de endosperm, iar la mijloc se află perispermul care conţine cea mai mare parte din substanţele de rezervă. În celulele acestuia se află depozitată legumina cu greutatea moleculară de circa 250 kDa.

Cantitatea redusă de substanţe de rezervă din seminţe determină necesitatea ca semănatul să se facă în soluri cu textură mijlocie, la adâncime mică.

Perioada cuprinsă între semănat şi răsărit este perioada cea mai critică a culturii.

Determinările efectuate de Găină (1973) au precizat că în timpul procesului de imbibiţie a seminţelor masa acestora creşte cu 194–211 %. Intensitatea procesului de respiraţie a înregistrat un ma-

ximum după 3 zile, urmată de o diminuare până în ziua a 6-a şi apoi de o nouă intensificare, o dată cu sporirea conţinutului în apă al seminţelor.

Membrana plasmatică a celulelor conţine numeroase proteine, cele mai multe proteine hidrofile au rol de canale pentru trecerea apei (Qi ş.a., 1995).

Activitatea catalazei a prezentat o creştere cu maximumul între ziua a 3-a şi a 6-a şi o uşoară scădere după 12 zile de la imbibiţia acestora. Activitatea polifenoloxidazei a avut o creştere continuă pe durata procesului de germinare, iar activitatea peroxidazei, o diminuare începând cu prima zi de germinare (Găină, 1973).

Substanţele de rezervă sunt hidrolizate pe parcursul procesului de germinare, pentru a fi utilizate ca substrat în procesul de respiraţie sau pentru creşterea embrionului. Ca urmare a hidrolizei proteinelor, Găină (1973) a constatat creşterea conţinutului în aminoacizi din seminţele în curs de germinare.

Viteza de răsărire a plantelor este dependentă de temperatură. După Denazure (1993), este necesară o sumă a temperaturilor de 125 grade-zi, pentru ca răsăritul să se realizeze în 3–4 săptămâni. Ştefan (1996) menţionează că perioada de la semănat la răsărit durează 12 până la 15 zile, în cazul în care temperatura variază între 7 şi 10 °C.

Imbibiţia seminţelor determină generarea presiunii de imbibiţie, care apasă asupra căpăcelului glomerulei, determinând deschiderea acestuia. Radicula embrionului iese prin această deschidere şi se fixează în sol, începând să absoarbă apa şi substanţele minerale necesare. La soiurile plurigerme apar două sau mai multe plantule dintr-o singură glomerulă.

Creşterea hipocotilului determină împingerea cotiledoanelor la suprafaţa solului şi răsărirea plantulelor.

Clamrani ş.a. (1994) au constatat că în etapele timpurii de creştere, în cotiledoane are loc metabolizarea lipidelor, iar acetil CoA rezultată este utilizată în procesul de gluconeogeneză. Biodegradarea substanţelor de rezervă este însoţită de acumularea adenin nucleotidelor şi realizarea unui maxim de acumulare a pigmenţilor verzi, după 6 zile de la imbibiţia seminţelor. Utilizarea substanţelor de rezervă din cotiledoane conduce după 12 zile de la imbibiţia seminţelor la lipsa de substrat respirator, care este însoţită de scăderea conţinutului de adenin nucleotide şi a conţinutului de pigmenţi clorofilieni.

14.2. Fiziologia creşterii plantei de sfeclă de zahăr

Durata perioadei de vegetaţie, în primul an de cultură (etapa vegetativă), variază între 160 şi 200 zile, în funcţie de soi şi de condiţiile climatice. Durata principalelor faze de vegetaţie (după Ştefan, 1996), caracteristice pentru sfecla de zahăr, sunt următoarele:

semănat – răsărit	12–15 zile
răsărit – începutul îngroşării rădăcinii	60–75 zile
începutul îngroşării rădăcinii – maturitatea biologică	60–70 zile
maturitatea biologică – maturitatea tehnică	35–50 zile.

Creşterea rădăcinii reprezintă un proces complex, deoarece este corelat şi cu acumularea zaharozei, care reprezintă substanţa de rezervă pentru această specie. În faza de tinereţe, plantula realizează un sistem radicular fibros, care în primele 10 zile de la răsărit ajunge la adâncimea de 15–25 cm. După 60–75 zile de la răsărit, începe tuberizarea părţii superioare a rădăcinii pivotante. Rădăcina principală pătrunde în sol până la adâncimea de 2 m şi cele laterale se extind pe o distanţă de 0,6–1,0 m.

Demazure ş.a. (1992) au constatat existenţa unui ritm liniar de creştere a rădăcinilor în primele luni, după care acesta scade ca intensitate (*Fig. 14.1.*).

Unele specii din familia *Chenopodiaceae* formează micorize, dar nu se cunoaşte dacă aceste micorize sunt funcţionale. Plenchette şi Trouvelor (1985) au constatat că dacă sfecla de zahăr nu are în apropiere plante cu micorize, nu formează această simbioză. Cultivată în apropierea unei plante cu micorize, formează endomicorize vezicular-arbusculare cu ciupercile din genul *Glomus*. Dar şi în acest caz nu se ştie dacă micorizele sunt funcţionale, deoarece nu au fost observate arbuscule în celulele sfeclei de zahăr.

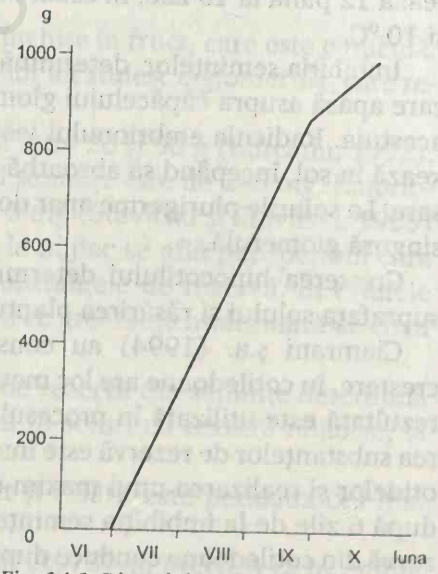

Fig. 14.1. Ritmul de creştere a rădăcinilor de sfeclă de zahăr (Demazure ş.a., 1992)

Concomitent cu formarea şi creşterea rădăcinilor iau naştere primele 20–30 frunze şi are loc extensia suprafeţei acestora.

Tuberizarea rădăcinii are loc în cursul lunilor iulie–august şi durează 60–70 zile. Acest proces se intensifică când concentraţia în zaharoză a acestora ajunge la 5–8 % din masa lor proaspătă (Ulrich, 1952).

Pe parcursul fazei de maturitate, care durează 35–50 zile, are loc realizarea dimensiunilor caracteristice şi acumularea zaharozei. În această etapă "corpul" sfeclei este alcătuit din trei zone:

- coletul, sau epicotilul, reprezintă partea superioară a "corpului" sfeclei de zahăr, pe care sunt fixate frunzele;
- zona hipocotilă, sau "gâtul", reprezintă zona situată imediat sub frunze;
- rădăcina propriu-zisă reprezintă 50–60 % din masa corpului sfeclei de zahăr şi este prevăzută cu rădăcini laterale. Formarea "corpului" sfeclei de zahăr este rezultatul activităţii cambiului, care dă naştere în acelaşi an la mai multe zone concentrice. Acestea sunt alcătuite în principal din parenchim secundar de rezervă în care se află numeroase fascicule libero-lemnoase de tip colateral (Zanoschi şi Toma, 1985). Fiecare inel nou de cambiu corespunde cu formarea unei noi rozete de frunze, cu îngroşarea zonei hipocotile şi cu formarea unui nou strat de parenchim secundar, în care se acumulează zaharoza.

Structura hipocotilului şi a epicotilului este mai complexă. Fick ş.a. (1968) au precizat că inelul cambial este unit într-un sistem complex de anastomoze, astfel încât toate frunzele sunt conectate între ele, precum şi cu toate zonele rădăcinii.

Căile prin care se reglează procesul de creştere a rădăcinii nu sunt bine precizate (Winter, 1954).

Ritmul de creştere a rădăcinii de depozitare este influenţat de condiţiile mediului ambiant. Temperatura reprezintă un factor deosebit de important. Astfel, Radco şi Bauer (1969) au constatat că rata creşterii rădăcinii se intensifică în limitele de temperatură de 10–20 °C, devine stagnantă în limitele de 20–30 °C şi scade la temperaturi ce depăşesc 30 °C (*Fig. 14.2.*).

Sfecla de zahăr este o specie sensibilă la salinitate, în timpul germinării şi este rezistentă pe parcursul perioadei de vegetaţie. Marschner (1995) consideră că pragul maxim de toleranţă la salinitate este de 7,0 dS/m^2, iar adaptarea la aceste concentraţii se reali-

zează prin izolarea sodiului în vacuole şi utilizarea acestuia pentru reglajul osmotic.

Creşterea frunzelor este, în general, lentă. Frunzele iau naştere din meristemele conului de creştere a epicotilului şi se formează sub forma unei rozete cu filotaxia de 5/13. Primele frunze care se formează sunt perechi, au o suprafaţă mai mică şi o durată de creştere mai scurtă. Următoarele 20–40 de frunze au suprafaţa mai mare şi creşterea nedeterminată.

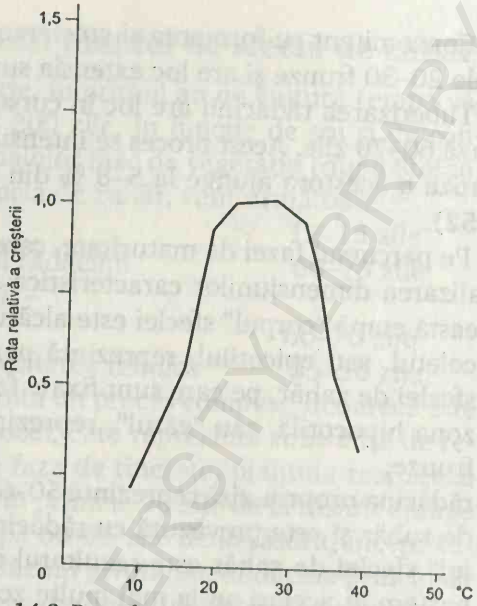

Fig. 14.2. Rata de creştere a rădăcinilor de sfeclă de zahăr la diferite temperaturi (Radks şi Baner, 1969)

Plastocronul, respectiv, durata dintre apariţia a două primordii foliare succesive este, după Hamphries şi French (1969), de 3,5 zile, după Loomis şi Nevins (1963), este de 1,7 zile, iar după Ştefan (1996) este de 2,3–3,0 zile. Formarea frunzelor este mai lentă la temperaturi mai mici de 15 °C, are valori maxime între 15 şi 30 °C şi diminuează mult în intensitate la temperaturi peste 30 °C (*Fig. 14.3.*).

În primele etape ale procesului de creştere ritmul de formare a frunzelor este mai intens, pentru ca ulterior, între aceste două procese să se realizeze un echilibru (Terry, 1968).

Ritmul de creştere a masei frunzelor variază pe parcursul perioadei de vegetaţie (*Fig. 14.4.*), şi anume este mai lent la începutul perioadei de vegetaţie, prezintă un maximum în luna august şi scade lent pe parcursul lunilor septembrie şi octombrie (Demazure ş.a., 1992).

Suprafaţa frunzelor cotiledonale este mică şi variază între 1 şi 2 cm^2 (Fick ş.a., 1968), ceea ce determină ca în această perioadă nutriţia să fie heterotrofă, iar creşterea lentă. Doar după ce s-au format primele 6 frunze adevărate, adică după aproximativ 1 lună de la semănat, se trece la nutriţia autotrofă, iar procesul de creştere se intensifică.

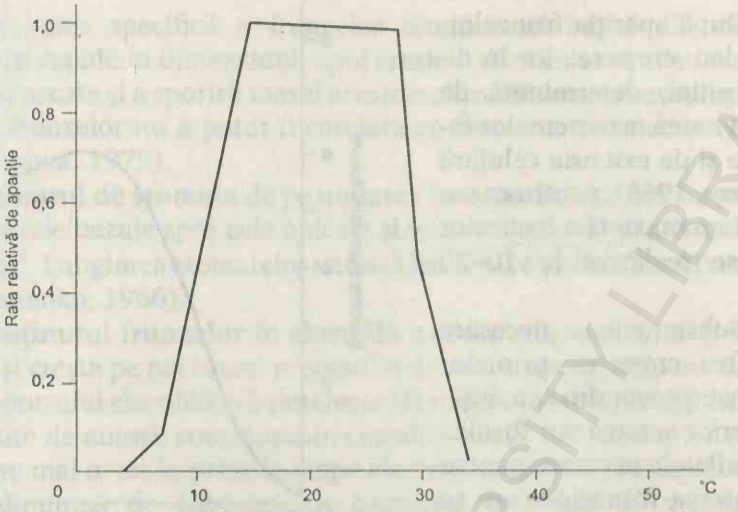

Fig. 14.3. Rata de apariţie a frunzelor de sfeclă, la diferite temperaturi (Thorne ş.a., 1967)

Primele 6 frunze sunt mai mici, dar următoarele pâna la 20 sunt considerate, de Loomis şi Nevins (1963), ca frunze juvenile, care au suprafaţa asimilatoare mare, variind între 200 şi 400 cm^2. În etapa următoare de creştere se formează 15–20 de frunze, cu suprafaţa mai mică, cu peţiolul lung, iar în etapa a 3-a se formează alte 20 de frunze cu suprafaţa mai mică.

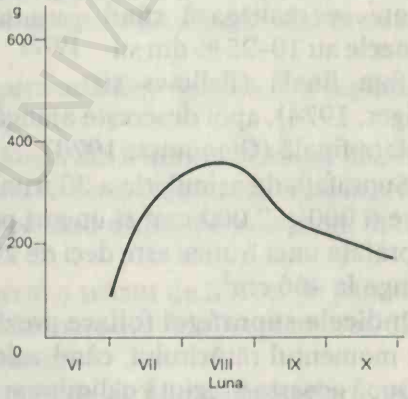

Fig. 14.4. Ritmul de creştere a frunzelor de sfeclă de zahăr (Demazure ş.a., 1992)

Rezultă deci că vârsta frunzelor este diferită, iar caracterele morfologice variază în funcţie de aceasta. Aceste caractere sunt însă influenţate şi de însuşirile de soi, condiţiile climatice, de îngrăşămintele aplicate etc.

În condiţii de climat rece, peţiolul frunzelor este scurt şi subţire, iar culoarea limbului este verde-închis, în timp ce în climat cald, peţiolul este lung şi gros, iar culoarea verde-pal (Ulrich, 1956).

După apariţia frunzelor, are loc creşterea lor în dimensiuni, determinată de activitatea meristemelor foliare şi de extensia celulară (Terry, 1968), pentru ca suprafaţa maximă a frunzelor să se realizeze în 10–20 zile.

Substanţele necesare pentru creşterea primelor frunze provin din sămânţă. Ulterior acestea vor furniza asimilatele necesare pentru creşterea frunzelor care se formează în continuare. Transportul maxim de asimilate se realizează când frunzele au 10–25 % din suprafaţa finală (Fellows şi Geiger, 1974), apoi descreşte ajungând la zero, când au 45 % din suprafaţa finală (Giaquinta, 1978).

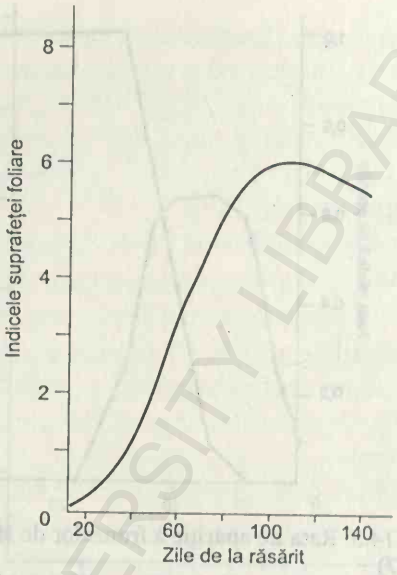

Fig. 14.5. Variaţia indicelui suprafeţei foliare, pe parcursul perioadei de vegetaţie (Fick ş.a., 1973)

Suprafaţa de asimilaţie a 30 frunze active variază, după Bîlteanu, între 6 000 şi 7 000 cm^2 şi uneori poate ajunge până la 14 000 cm^2. Suprafaţa unei frunze este deci de 200–233 cm^2, cu posibilitatea de a ajunge la 466 cm^2.

Indicele suprafeţei foliare prezintă o creştere timp de 80 de zile din momentul răsăritului, când valoarea acestui indicator ajunge la 6. După aceasta prezintă o diminuare, pe parcursul fazei de maturitate şi de senescenţă (*Fig.14.5.*). După Vandendriessche ş.a. (1990), la sfârşitul sezonului de creştere (octombrie) plantele de sfeclă de zahăr au format aproximativ 50 de frunze, iar indicele suprafeţei foliare variază între 4 şi 5.

Longevitatea frunzelor variază între 5 şi 11 săptămâni (Ulrich, 1956), fiind invers proporţională cu nivelul temperaturii. Temperaturile coborâte din timpul primăverii încetinesc creşterea frunzelor, ceea ce determină ca în perioada de intercepţie maximă a radiaţiilor solare indicele suprafeţei foliare să varieze între 2,5 şi 3,0. Ca urmare, acumularea substanţei uscate este redusă, iar producţia care se realizează este mică (Boiffin ş.a., 1992).

Greutatea specifică a frunzelor diminuează inițial din cauza creşterii rapide în dimensiuni, apoi creşte o dată cu acumularea substanţei uscate şi a sporirii masei acestora. Modificarea greutăţii specifice a frunzelor nu a putut fi corelată cu creşterea fotosintezei nete (Hodanova, 1975).

Numărul de stomate de pe unitatea de suprafaţă foliară creşte de la frunzele bazale spre cele apicale şi variază între 60 şi 113 stomate/mm^2. Lungimea stomatelor variază între 10,6 şi 24,8 μm (Tretyak şi Okanenko, 1966).

Conţinutul frunzelor în clorofilă *a+b* variază între 0,20 şi 0,62 g/m^2 şi creşte pe parcursul procesului de maturare, în timp ce valoarea raportului clorofilă *a/b* descreşte (Hodanova, 1970). După datele obţinute de autori, conţinutul în clorofilă totală a frunzelor a avut o valoare mai mare în primele etape ale vegetaţiei (227,36 mg/100 g) şi a diminuat de 1,84 ori, pe parcursul perioadei de vegetaţie, ajungând la 123,67 mg/100 g, în data de 15 septembrie.

Conţinutul în clorofilă *a* a variat pe parcursul perioadei de vegetaţie între 89,37 şi 156,10 mg/100 g, iar cel de clorofilă *b*, între 32,87 şi 71,66 mg/100 g.

Valoarea medie, pe întreaga perioadă de vegetaţie, a raportului clorofilă *a/b* a fost 2,57.

Conţinutul în pigmenţi carotenoizi, din frunzele de sfeclă de zahăr a prezentat o creştere uşoară, până în luna august, când s-a determinat 2,10 mg/100 g şi a diminuat până la dispariţia completă, în luna septembrie.

Raportul clorofilă totală/caroteni a scăzut de 2,2 ori pe parcursul perioadei de vegetaţie şi a crescut la începutul lunii septembrie, datorită dispariţiei pigmenţilor carotenoizi.

Fotosinteza netă variază în funcţie de vârsta frunzelor. Astfel, după 64 zile de la răsăritul plantulelor fotosinteza netă a variat între 0,31 şi 0,71 mg CO_2/m^2/s, după 121 zile scade la 0,04–0,50 mg CO_2/m^2/s, iar după 162 zile ajunge la 0,03–0,25 mg CO_2/m^2/s (Hodanova, 1975, 1981). După datele obţinute de autori, intensitatea procesului de fotosinteză scade pe parcursul perioadei de vegetaţie de 9,37 ori.

Valoarea maximă a fotosintezei nete s-a determinat în faza în care frunzele au realizat 35–40 % din suprafaţa finală (Fellows şi Geiger, 1974).

Capacitatea fotosintetică a frunzelor sfeclei de zahăr determinată la o densitate a fluxului fotosintetic de fotoni de 1 000 μmol/m^2/s a

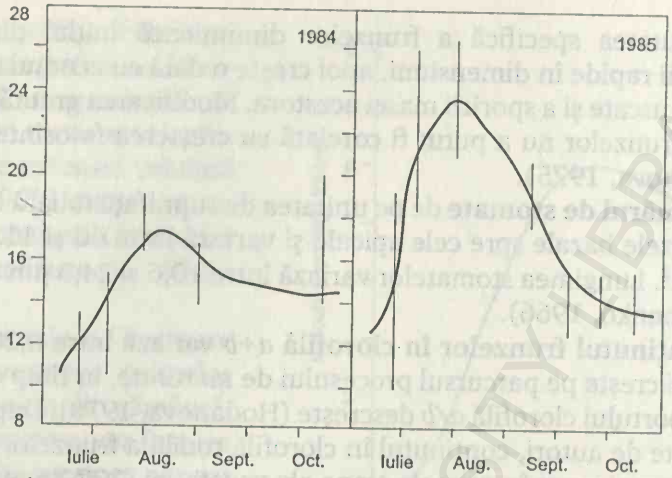

Fig. 14.6. Dinamica capacităţii fotosintetice a frunzelor de sfeclă de zahăr după Vandendriessche ş.a., 1990

variat între 12–14 μmol/m^2/s primăvara, a crescut la 24 μmol/m^2/s în iulie şi august şi a scăzut lent la 14–16 μmol/m^2/s la sfârşitul sezonului de creştere (Vandendriessche ş.a., 1990). Capacitatea fotosintetică a variat de la an la an aşa după cum rezultă din *fig. 14.6* şi a fost corelată pozitiv cu substanţa uscată totală acumulată în plantele de sfeclă de zahăr.

Sestak (1966) a constatat că între intensitatea fotosintezei nete şi conţinutul frunzelor de diferite vârste în clorofilă *a+b* există o corelaţie liniară.

Acumularea amidonului, sinteza zaharozei şi transportul acesteia din frunze a fost studiată de Li ş.a. (1992), în condiţii de iluminare de 14 ore. S-a constatat că aproximativ 50 % din carbonul fixat a fost utilizat pentru sinteza zaharozei, aproximativ 40 % pentru sinteza amidonului şi mai puţin de 10 % pentru sinteza hexozelor. Înainte cu aproximativ 2 ore de sfârşitul fotoperioadei s-a constatat creşterea concentraţiei de zaharoză şi scăderea conţinutului de amidon. Dacă s-a extins iluminarea cu 4 ore, s-a constatat că aproximativ 90 % din carbonul fixat se află în moleculele de zaharoză şi numai o parte foarte mică intră în compoziţia amidonului. Din aceste date rezultă că acumularea amidonului şi hidroliza acestuia este o urmare a ritmului circadian endogen.

Khayat ş.a.(1993) au constatat că fructozo-1,6-difosfataza din citosolul frunzelor rămâne neschimbată în timpul zilei, iar activitatea şi

nivelul de transcripţie a acesteia este mai mare la sfârşitul perioadei de lumină şi mai mică la sfârşitul perioadei de întuneric. La sfârşitul nictiperioadei activitatea acestei enzime a fost neglijabilă, nivelul protein enzimelor neschimbat şi nivelul de transcripţie în scădere. Aceste constatări au dus la concluzia că sinteza şi activitatea fructozo-1,6-difosfatazei este dependentă de lumină.

În vacuolele din frunzele de sfeclă de zahăr, Tubbe şi Buckhont (1992) au identificat prezenţa glucozei. Acumularea acestei substanţe a crescut de 5 ori sub influenţa gradientului pH şi de 4 ori sub influenţa potenţialului bioelectric negativ din interiorul acestora. Alături de glucoză s-a depozitat şi 2-deoxi-D-glucoză, 3-O-metil-D-glucoză şi D-manoză. Transportul hexozelor în vacuole s-a realizat pe cale activă, cu participarea transportorului H^+–hexoză – simport. Murakami (1991) a constatat acumularea glucozei şi în celulele parenchimatice ale peţiolurilor şi apreciază că această substanţă provine din vasele liberiene.

Lumina stimulează intensitatea procesului de fotosinteză. Astfel, intensitatea acestui proces creşte pe măsură ce intensitatea luminoasă ajunge la 400 $\mu mol/m^2/s$ şi scade dacă depăşeşte 500 $\mu mol/m^2/s$ (Sich, 1991).

Intensitatea procesului de fotosinteză a fost corelată cu variaţia intensităţii luminoase. Conţinutul în amidon din cloroplaste scade în primele şi în ultimele ore ale fotoperioadei şi creşte când intensitatea fotosintezei este mai mare de 50 % din maximum. Concentraţia zaharozei şi activitatea zaharozofosfat sintetazei au fost constante pe durata fotoperioadei, în timp ce cantitatea glucozo-1-fosfatului a fost mai mare când amidonul a început să se degradeze (Servaites, 1989).

Geiger ş.a. (1991) au constatat că sporirea intensităţii radiaţiilor luminoase a determinat creşterea activităţii ribulozo-1,5-difosfat carboxilazei/oxidază cu 52 %, precum şi intensificarea procesului de biosinteză a acestei enzime.

Concentraţiile ridicate de **dioxid de carbon şi azot** (600 $\mu mol/mol\ CO_2$) pot afecta cloroplastele din parenchimul palisadic al frunzelor de sfeclă de zahăr. Concentraţiile ridicate de dioxid de carbon reduc numărul de tilacoide granale, creşte proporţia stromei din volumul cloroplastului şi are loc acumularea de amidon (Kutik ş.a., 1995).

După Lawlor şi Milford (1975), **stresul hidric** are o influenţă negativă asupra procesului de fotosinteză, a potenţialului hidric foliar şi asupra conductibilităţii stomatelor. Determinările efectuate de Fel-

lows şi Geiger (1974) au evidenţiat că valoarea conductibilităţii stomatelor scade liniar în frunzele mature, concomitent cu diminuarea potenţialului hidric, în timp ce în frunzele tinere modificarea este neliniară (Lawlor şi Milford, 1975).

În primele 3–4 zile de stres hidric s-a constatat scăderea potenţialului hidric foliar la –0,8 MPa, iar în etapele avansate a scăzut la –4,3 MPa. În etapele timpurii ale stresului hidric s-au constatat modificări minore ale conţinutului de glucide, în timp ce în etapele târzii s-a constatat creşterea de 3 ori a conţinutului de zaharoză şi scăderea activităţii fructozo-1,6-difosfatazei cu aproximativ 40 % (Horn şi Daie, 1992).

Excesul de apă determină creşterea turgescenţei celulelor. Bell şi Leigh (1996) au constatat că turgescenţa mărită determină un eflux de soluţie şi de potasiu din celulă în apoplast, ceea ce poate juca un rol major în reglarea presiunii osmotice.

Nutriţia minerală are un efect deosebit asupra metabolismului foliar. În procesul de metabolizare a azotului un rol important îl are glutamin sintaza. În frunzele primare de sfeclă de zahăr s-au identificat 2 izoforme de glutamin sintaze cloroplastice şi 1 sau 2 izoforme citoplasmatice. În timpul ontogeniei frunzei glutamin sintetazele citoplasmatice predomină în etapele timpurii şi tardive, în timp ce la maturitate predomină izoformele cloroplastice (Mack şi Tischner, 1994).

Carenţa de fosfor reduce cantitatea de ribulozo-1,5-difosfat, precum şi intensitatea procesului de fotosinteză. În aceste condiţii scade cantitatea de compuşi adenilaţi (dar nu nicotinamidele), iar asimilatele sunt utilizate la sinteza unor compuşi fără fosfor. Când aprovizionarea cu fosfor revine la normal, creşte cantitatea de gluco-fosfaţi şi scade cea de compuşi nefosforilaţi (Rao şi Terry, 1995). Conţinutul redus de fosfor din frunze inhibă transportul glucidelor mai mult decât intensitatea procesului de fotosinteză. Datorită acestui fapt, are loc acumularea glucozei, fructozei şi amidonului în frunze şi creşterea activităţii adenozin-3-fosfoglucozei, pirofosforilazei, fructozo-1,6-difosfatazei, zaharozofosfat sintetazei şi difosfoglucozei pirofosforilazei (Rao ş.a., 1990).

Carenţa de fier are un efect negativ asupra procesului de fotosinteză, care se manifestă în două etape. În prima etapă frunzele pierd o parte din clorofilă, fără a determina modificarea eficienţei fotosistemului II. În etapa a 2-a clorofila diminuează până la un nivel de prag, care determină scăderea eficienţei fotosistemului II. Xantofilele sunt

mai puţin afectate de carenţa de fier, comparativ cu pigmenţii clorofilieni şi carotenoizi.

Winder şi Nishio (1995) au constatat că în condiţii de carenţă de fier conţinutul de ribulozo-1,5-difosfat carboxilază/oxidază a scăzut cu 60 %, intensitatea procesului de fotosinteză a scăzut de la 45 la 20 $\mu mol/m^2/s$, iar sinteza ARN-ului s-a redus cu aproximativ 50 %.

Carenţa de fier determină reducerea conţinutului frunzelor în neoxantină, β-caroten şi clorofilă, în timp ce luteina şi xantofilele sunt puţin afectate (Morales ş.a., 1990). Ca urmare, se constată creşterea raportului luteină/clorofile şi pigmenţi xantofilici/pigmenţi clorofilieni.

Excesul de cadmiu are un efect inhibitor asupra procesului de creştere şi determină scăderea intensităţii procesului de respiraţie şi de fotosinteză (Greger, 1991).

Procesul de fotorespiraţie este activ la sfecla de zahăr, care este o plantă cu tip fotosintetic C_3 şi creşte în intensitate o dată cu temperatura.

Intensitatea procesului de transpiraţie a frunzelor de sfeclă de zahăr a prezentat valorile maxime la frunzele tinere: 360–380 mg $H_2O/dm^2/h$ şi a diminuat la 100 mg $H_2O/dm^2/h$, la mijlocul lunii septembrie.

Intensitatea procesului de respiraţie a frunzelor a prezentat valoarea maximă în faza de creştere a frunzelor (383,4 mg CO_2/kg/h) şi a diminuat de 3,1 ori pe parcursul procesului de vegetaţie, astfel încât în luna septembrie s-a determinat valoarea de 123,0 mg CO_2/kg/h. Intensitatea procesului de respiraţie este dependentă de temperatură, valoarea maximă determinându-se la 45 °C, limită după care se constată diminuarea intensităţii acestui proces (*Fig.14.7.*).

Aplicarea compostului, bogat în azot, în doză de 10–20 t/ha, a determinat intensificarea acestui proces (Dorobanţu ş.a., 1986).

Conţinutul în ioni liberi din frunze creşte de 1,4 ori, pe parcursul perioadei de vegetaţie, în timp ce transportul ionilor prin membrane (*electrolyte leakage*) scade de 2,7 ori.

Activitatea enzimatică prezintă o variaţie specifică în funcţie de enzimă.

Activitatea ribulozo-1,5-difosfat carboxilazei/oxidază, raportată la unitatea de proteină, creşte pe măsură ce se acumulează glucidele. Această creştere se datorează scăderii conţinutului de proteine din frunze, ceea ce indică modificarea direcţiei de distribuţie a similatelor (Igamberdiev, 1990)

Activitatea catalazei din frunze scade ca intensitate pe parcursul perioadei de vegetaţie, în timp ce activitatea peroxidazelor prezintă fluctuaţii foarte mici.

Activitatea polifenoloxidazei are valori foarte mici în primele faze de vegetaţie şi se intensifică de 37 ori pe parcursul perioadei de vegetaţie.

Clorofilazele se află sub două forme: liberă în frunzele senescente şi legată în cele libere. Suma activităţii celor două clorofilaze creşte, de obicei, în timpul senescenţei frunzelor (Sudina ş.a., 1976).

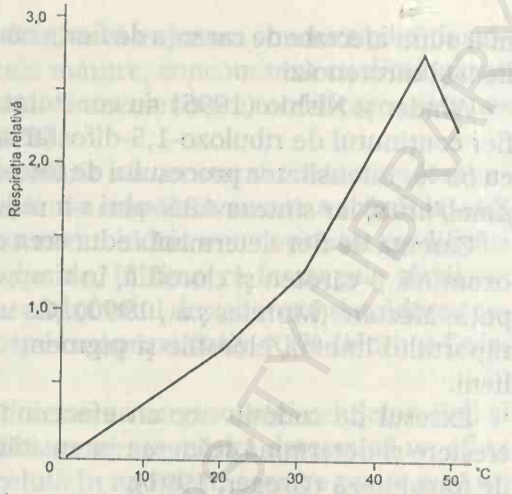

Fig. 14.7. Rata relativă a respiraţiei frunzelor de sfeclă de zahăr la diferite temperaturi

Reducerea nitraţilor şi *activitatea nitratreductazei* din frunzele de sfeclă de zahăr sunt dependente de condiţiile de nutriţie. Nutriţia deficitară inhibă activitatea nitratreductazei în numeroase specii cultivate. Lisnik şi Toma (1984) au precizat că lipsa azotului, fosforului sau a potasiului inhibă activitatea nitratreductazei din frunzele de sfeclă de zahăr. Aplicarea a 0,5 g N substanţă activă/kg sol a stimulat activitatea acestei enzime, dar dozele mai mari au avut un efect inhibitor. Fosforul şi potasiul în prezenţa nitraţilor au stimulat activitatea acestei enzime.

14.3. Transportul asimilatelor

Cantitatea maximă de substanţe asimilate, exportate din frunze, se realizează când acestea au ajuns la aproximativ 20 % din lungimea lor maximă (Fellows şi Geiger, 1974).

În faza de tinereţe, transportul asimilatelor este direcţionat prioritar spre frunzele în creştere şi spre rădăcinile fibroase, în detrimentul rădăcinii de depozitare (Terry, 1968). Transportul asimilatelor spre rădăcinile fibroase are loc însă prin rădăcina de depozitare. Fick ş.a. (1968) nu îşi pot explica mecanismul prin care ultimele sunt private de aceste substanţe.

În etapa următoare, între frunzele mature şi rădăcinile de depozitare se realizează o corelaţie pozitivă. Substanţele fotosintetizate sunt transportate de la frunze spre zonele rădăcinii de pe aceeaşi parte şi spre frunzele tinere (Belikov şi Kastetski, 1964). Dacă se înlătură însă frunzele de pe o parte, translocarea substanţelor de la frunzele rămase este uniformă spre toate părţile rădăcinii, morfologia acesteia nefiind afectată.

Principala formă de transport a glucidelor este zaharoza, iar a proteinelor sunt aminoacizii. Concentraţia acestora este mai mare în vasele liberiene, comparativ cu celulele mezofilului foliar, ceea ce denotă că la un anumit nivel are loc un transport activ prin membranele plasmatice. Transportul zaharozei prin membranele plasmatice se realizează pe două căi:

- transport determinat de potenţialul bioelectric negativ din interiorul celulelor, care intensifică transportul de 6 ori faţă de potenţialul pozitiv;
- transport activ zaharozo-proton antiport, care se realizează în raport stoichiometric de 1:1 (Bush, 1996).

Bush (1991) a constatat existenţa unei inhibiţii competitive între aminoacizii din grupa alaninei (alanină, metionină, glutamină şi leucină) şi cei din grupa izoleucinei (izoleucină, valină, treonină). Aceasta are drept urmare transportul alaninei într-un ritm de 2–13 ori mai rapid, comparativ cu cel al izoleucinei. Ajunşi în vasele liberiene, aminoacizii sunt transportaţi bazipetal, printr-un curent de masă.

14.4. Fiziologia depozitării asimilatelor

Zaharoza reprezintă nu numai principala formă de transport a asimilatelor, ci şi cea mai importantă formă de depozitare a acestora. Concentraţia acestei substanţe în rădăcina de depozitare poate depăşi 75 % din substanţa uscată şi 14–20 % din substanţa proaspătă.

După Winzer ş.a. (1996), acumularea zaharozei în rădăcinile de sfeclă de zahăr este favorizată de faptul că:

- în floem se găsesc mai puţini aminoacizi şi mai multă zaharoză decât în rădăcini;
- sinteza zaharozei şi a aminoacizilor este mai puţin sensibilă la concentraţia nitraţilor necesară pentru creşterea optimă. Ca urmare, creşterea concentraţiei nitraţilor până la 3 mmol nu afectează aceste procese;

– zaharoza reprezintă 2/3 din substanţa uscată solubilă şi acumularea acesteia în rădăcini este corelată negativ cu concentraţia ionilor.

În funcţie de conţinutul în zaharoză şi forma rădăcinilor, soiurile de sfeclă de zahăr sunt grupate în 3 tipuri de bază:

– tipul E se caracterizează prin dimensiunea mare a rădăcinilor care conţin între 16 şi 18 % zaharoză;
– tipul N, cu rădăcini conice, mai bogate în zaharoză comparativ cu cele precedente;
– tipul Z, cu rădăcini alungite şi cu un conţinut de zaharoză mai mare cu 0,8–1,6 % comparativ cu tipul N.

Subtipul ZZ cuprinde soiurile cu rădăcini conic alungite, cu cel mai ridicat conţinut în glucide.

Acumularea zaharozei în plantele de sfeclă de zahăr începe timpuriu, când se formează primele frunze (Lysenko şi Shevstov, 1985). În această perioadă are loc redirijarea direcţiei de utilizare a substanţelor fotosintetizate, de la proteine spre glucide. Glucidele de rezervă reprezentate de zaharoză se acumulează în inelul vascular, fasciculele vasculare şi razele parenchimatoase. Concentraţia este mai mică în epicotil, hipocotil şi vârful rădăcinii şi mai mare la baza acesteia (*Fig. 14.8.*).

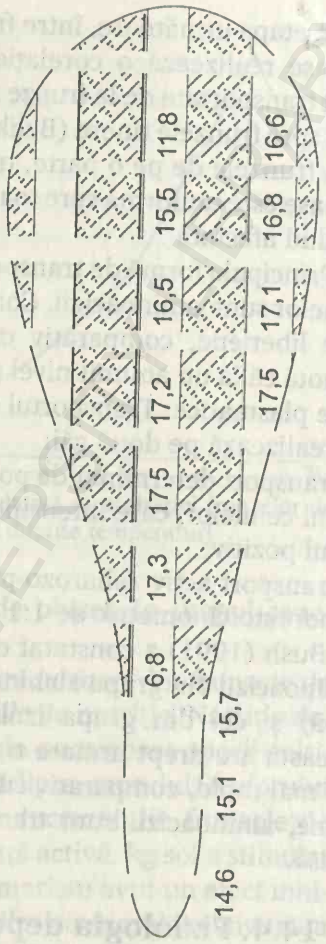

Fig. 14.8. Distribuţia zaharozei în rădăcinile sfeclei de zahăr (Schubart citat de Bîlteanu, 1993)

Concentraţia medie a întregii rădăcini este un parametru stabil pentru un soi şi pentru condiţii de mediu similare (Fick ş.a., 1986). Zaharoza din apoplast scade pe masură ce se transportă şi se acumulează în simplast, de unde este transportată activ prin tonoplast, cu participarea pompei zaharozo - H^+ şi numai în mică măsură prin

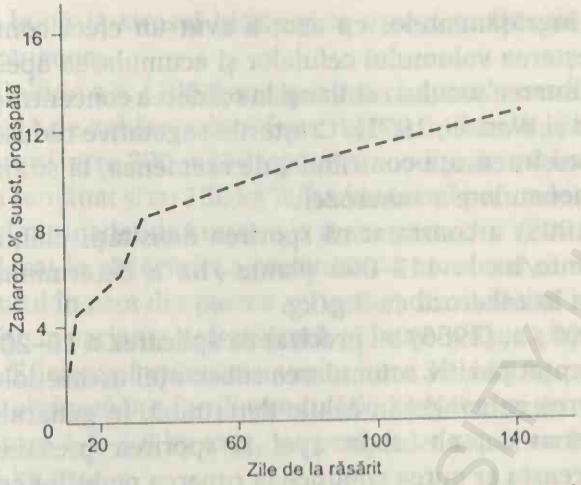

Fig. 14.9. Variaţia concentraţiei de zaharoză din rădăcinile de sfeclă de zahăr (Loomis ş.a., 1963)

transport pasiv. Acumularea zaharozei în vacuole determină scăderea concentraţiei acestui component din citoplasmă, ceea ce generează un curent permanent de difuziune de la vasele liberiene spre celule.

Acumularea zaharozei în rădăcinile sfeclei de zahăr este mai lentă în timpul creşterilor vegetative intense şi se intensifică în perioada următoare, aşa după cum rezultă din datele obţinute de Loomis ş.a. (1960), prezentate în *figura 14.9.*

Activitatea invertazei, enzima ce catalizează biodegradarea zaharozei, este redusă în cazul rădăcinilor tinere. Pressey (1968) a izolat din rădăcinile de sfeclă un inhibitor al invertazei, care contribuie la diminuarea biodegradării zaharozei şi la menţinerea concentraţiei acestei substanţe. Willenbrink (1982) a identificat în rădăcinile de sfeclă de zahăr în creştere activitatea zaharozo sintetazei, care catalizează biosinteza zaharozei din glucoză şi fructoză.

Principalii factori care controlează acumularea zaharozei în rădăcinile de sfeclă de zahăr sunt temperatura din timpul nopţii şi aportul de azot. Ulrich (1955) a constatat că temperaturile coborâte din timpul nopţii şi cantităţile scăzute de azot din sol contribuie la acumularea zaharozei în rădăcini. Astfel, conţinutul scăzut de azot din sol poate determina creşterea proporţiei de zaharoză din rădăcini cu 4,4 % (Fick ş.a., 1986). Necesarul de azot pentru cultura sfeclei de zahăr este estimat de Demazure ş.a. (1993) la 230 kg/ha. Aplicarea

în exces a îngrăşămintelor cu azot a avut un efect contrar, determinând creşterea volumului celulelor şi acumularea apei, ceea ce a condus la diluarea sucului celular şi la scăderea concentraţiei zaharozei (Milford şi Watson, 1971). Creşterile vegetative reduse şi aportul sporit de fotosintetizate contribuie, de asemenea, la stimularea procesului de acumulare a zaharozei.

Laner (1995) a constatat că sporirea densităţii plantelor de la 42 000 plante/ha la 112 000 plante /ha a determinat creşterea conţinutului în zaharoză cu 5 g/kg.

Dorobanţu ş.a. (1986) au precizat că aplicarea a 10–20 t/ha compost a influenţat pozitiv acumularea substanţei uscate solubile.

Acumularea zaharozei în celule determină, în general, creşterea presiunii osmotice, absorbţia apei şi sporirea presiunii de turgescenţă. Aceasta ar putea conduce la ruperea pereţilor celulari. Determinările efectuate au dovedit că presiunea de turgescenţă se menţine la valori constante, printr-un mecanism care nu este bine studiat. Se presupune că în membranele plasmatice există sensori de presiune care în momentul creşterii turgescenţei determină ieşirea din celule a unor substanţe solubile, osmotic active. Honba ş.a. (1971) au precizat că în cazul sfeclei de zahăr acumularea zaharozei este însoţită de eliminarea de substanţe neglucidice: sodiu, potasiu, clor, nitraţi, aminoacizi şi acizi organici.

Schveisguth şi Denizot (1993) au constatat că proporţia de sodiu, potasiu şi α-aminoacizi din rădăcini este corelată cu valoarea conductibilităţii electrice a ţesuturilor.

Nutriţia necorespunzătoare cu substanţe minerale determină apariţia unor dereglări fiziologice. Borul este un element important în nutriţia sfeclei de zahăr, fiind implicat în creşterea rădăcinii şi în depozitarea zaharozei. Acest element este uşor levigat sau este imobilizat de excesul de calciu. Carenţa de calciu se manifestă în condiţiile unui conţinut de bor în sol de 0,6 ppm la pH 7 şi 0,7 ppm la pH 7,5. Simptomele de carenţă se manifestă, mai ales, în anii secetoşi, când acumularea glucidelor scade la 50 % faţă de acumularea normală.

Toma şi Lisnik (1979) au constatat că aplicarea unei fertilizări adecvate în funcţie de necesităţile plantelor determină creşterea producţiei, fără diminuarea conţinutului de glucide. Cercetările ulterioare au precizat că în cazul cultivării sfeclei de zahăr pe cernoziomuri carbonatate şi a fertilizării cu N_{120} P_{120} K_{120} greutatea medie a rădăcinilor a fost de 1,71 kg, conţinutul de glucide de 14,78 %, s-a realizat o

rezistenţă bună la stresul hidric şi la atacul produs de microorganismele patogene.

Lopez-Bellido ş.a. (1994) au precizat că azotul acumulat de plantele de sfeclă de zahăr variază între 130 şi 140 kg/ha în condiţii de nefertilizare şi între 200 şi 250 kg/ha în condiţii de sol fertilizat cu 69 kg N/ha la semănat şi cu 130 kg N/ha în timpul perioadei de creştere. La sfârşitul perioadei de creştere o mare parte din azotul din frunze este translocat în rădăcini. La recoltare s-a constatat că raportul dintre conţinutul în azot din partea aeriană şi din rădăcini variază între 0,45 şi 0,50, la varianta nefertilizată, şi între 0,80 şi 1,00, la varianta fertilizată. Eficienţa fertilizării a variat între 30 şi 68 %, producţia optimă a fost obţinută la o fertilizare cu 160 kg N/ha, pentru 1 t rădăcini fiind necesare 1,5–3,8 kg azot, iar pentru 1 t zahăr au fost necesare 11,1–22,4 kg azot.

Laner (1995) a constatat că aplicarea a 112 kg N/ha a determinat creşterea producţiei cu 11,8 t/ha, iar aplicarea a încă 56 kg N/ha a determinat creşterea producţiei cu 5,2 t/ha.

Cercetările efectuate de Rao ş.a. (1993) au stabilit că în condiţiile unei nutriţii deficitare cu fosfor plantulele de sfeclă de zahăr în vârstă de 21 de zile au intensitatea procesului de fotosinteză mai mică de 1,46 ori, conţinutul frunzelor în zaharoză de 1,25 ori şi cel de clorofilă de 1,34 ori mai mic comparativ cu plantulele aprovizionate normal cu fosfor.

Soiurile halotolerante sechestrează în vacuole ionii, cu ajutorul transportorului Na^+–H^+ antiport şi a ATP-azei vacuolare. Nivelul transcripţiei este ridicat în rădăcini şi frunzele tinere, creşte conţinutul de ARNm şi cantitatea proteinelor din ATP-aza vacuolară (Kirsch ş.a., 1996).

Creşterea rădăcinilor şi acumularea substanţelor de rezervă este influenţată şi de modul cum valorifică sfecla de zahăr, umiditatea solului. În general, sfecla de zahăr suportă bine perioadele lungi de secetă şi poate recupera rapid apa după o perioadă ploioasă sau după irigaţii.

Cerinţele maxime pentru apă a sfeclei de zahăr sunt la începutul lunii iulie şi mijlocul lunii august.

Rata absolută a creşterii în greutate a rădăcinilor de sfeclă de zahăr este, după Fick ş.a. (1972), 0,2 g subst. uscată/rădăcină/24 ore. Pentru condiţiile din California, rata medie de creştere a producţiei este estimată de Fick ş.a. (1986) la 10,7 g/m^2/zi.

În condiţiile în care recoltarea sfeclei de zahăr s-a făcut în perioada 15 septembrie–25 octombrie masa rădăcinilor creşte cu 2,44 t/ha, iar conţinutul de zaharoză cu 29 g/kg (Laner, 1995). Fertilizarea cu 336 kg N/ha a determinat scăderea conţinutului de zaharoză al rădăcinilor de la 164 g/kg, la martorul nefertilizat, la 157 g/kg, la varianta fertilizată.

După statisticile publicate în *Le bettravier français* (1993), producţia medie de sfeclă de zahăr din ţările europene a variat în anul 1993 între 42,2 t/ha (Danemarca) şi 66,8 t/ha (Olanda), iar randamentul de zahăr a variat între 6,3 t/ha în Danemarca şi 9,9 t/ha în Franţa.

Prodoehl ş.a. (1992) au studiat efectul erbicidului Phenmedipham + Desmedipham asupra proceselor fiziologice din sfecla de zahăr. Din cercetările efectuate a rezultat că acest erbicid inhibă activitatea fotosistemului II şi reduce intensitatea procesului de fotosinteză cu 30–50 %, în funcţie de concentraţia aplicată.

14.5. Fiziologia procesului de dezvoltare

Fiind o plantă bienală, înflorirea şi fructificarea sfeclei de zahăr are loc în anul al doilea de vegetaţie. Inducţia florală se realizează prin expunerea la temperaturi cuprinse între 0 şi 10 °C şi la fotoperioade scurte.

Din coletul sfeclei de zahăr se formează ramuri florifere, cu înălţimea de 120–200 cm. Pe aceste tulpini, în lunile iunie–iulie se formează flori sesile, grupate câte 2–4. Pe o plantă se pot forma 10 000–20 000 flori (Zanoschi şi Toma, 1985).

Florile sunt alcătuite din 5 tepale verzi, 5 stamine şi un gineceu tricarpelar, care conţine un singur ovul.

Polenizarea poate fi directă sau încrucişată şi se realizează cu ajutorul vântului şi al insectelor. Celulele sfeclei de zahăr androsterile au alteraţii severe ale AND-ului mitocondrial, cât şi la nivelul unui situs adiţional Hind III al AND-ului cloroplastic (Ran şi Michaelis, 1995).

Durata înfloritului la o plantă variază între 10 şi 25 de zile, iar fecundarea are loc în 5–24 ore de la polenizare.

Fructele false rezultate din concreşterea ovarului cu perigonul sunt capsule care se deschid printr-un căpăcel. Fiecare capsulă conţine câte o sămânţă, care se maturează eşalonat începând cu cele de pe axul principal şi continuând cu cele de pe axele secundare.

Fructele rezultate din 2–4 flori apropiate concresc, dând naştere unor glomerule.

BIBLIOGRAFIE

Belikov, I.F., Kostetski, E.Y. – Soviet Plant. Physiol. 1964, 11, 508–511.

Bell, C.I., Leigh, R.A. – Plant. Cell Environ. 1996, 19, 191–200.

Bîlteanu, G. – Fitotehnie, Bucureşti, 1993.

Boiffin, J. ş.a. – Agronomie. 1992, 12, 515–525.

Bush, D.R. – Plant. Physiol. 1996, 93, 1590–1596.

Clamrani, A. ş.a. – Physiol. Plant. 1994, 91, 56–69.

Demazure, L. ş.a. – Le bettravier français. 1992, 600, 15–17.

Demazure, L. ş.a. – Le bettravier français. 1993, 613, 27–30.

Demazure, L. ş.a. – Le bettravier français. 1993, 615, 19–21.

Dorobanţu, N. ş.a. – Lucrări ştiinţifice IANB, seria A, vol. XXIX, 1986, 67–73.

Fellows, R.J., Geiger, D.R. – Plant. Physiol. 1974, 54, 877–885.

Fick, G.W. ş.a. – în Crop Physiology. Evans edit. Cambridge, Londra, New York, Melburn, 1968.

Găină, Rada – Cercetări cu privire la unele procese fiziologice la sfecla de zahăr. Teză de doctorat. Fac. de Biologie, Bucureşti, 1973.

Geiger, D.R. ş.a. – Plant. Physiol. 1991, 9, 1103–1108.

Giaquinta, R. – Plant. Physiol. 1978, 61, 380–385.

Greger, M. – J. Exp. Bot. 1991, 42, 729–737.

Hodanova, D. – în Productivity of Terrestrial Ecosystems. Czechosl. Nat. Comm. Report Praga,1, 1970, 175–177.

Hodanova, D. – Biol. Plant. 1975, 17, 314–317.

Hodanova, D. – Biol. Plant. 1981, 23, 58–67.

Horn, C., Daie, J. – Plant. Cell Physiol. 1992, 33, 763–770.

Houba, V.J.G. ş.a. – Neth. J. Agr. Sci. 1971, 19, 39–47.

Humphries, E.C., French, S.A.W. – Ann. Appl. Biol. 1969, 64, 385–393.

Igamberdiev, A.U. – Photosynthetica, 1990, 24, 39–45.

Khayat, E. ş.a. – Plant. Physiol. 1993, 101–57–64.

Kirsch, M. ş.a. – Plant. Mol. Biol. 1996, 32, 543–547.

Kutik, J. ş.a. – J. Exp. Bot. 1995, 46, 1792–1802.

Laner, J.G. – Agron. J. 1995, 87, 586–591.

Lawlor, D.W., Milford, G.F.J. – J. Exp. Bot. 1975, 26, 657–665.

Li, B. ş.a. – Plant. Physiol. 1992, 99, 1393–1399.

Li, Z.C., Bush, D.R. – Plant. Physiol. 1991, 96, 1338–1344.

Lisnik, S., Toma, S. – Mineral Nutrition of Plants, Sofia, 1984, vol. IV, 55–58.

Loomis, R.S. ş.a. – Agron. J. 1960, 52, 97–101.

Loomis, R.S., Nevins, D.J. – J. Am. Soc. Sug. Beet. Technol. 1963, 12, 309–322.

Lopez-Bellido, L. ş.a. – Fertil. Res. 1994, 38, 101–109.

Lysenko, N.I., Shevstov, I.A. – Fiziol. Rast. 1985, 32, 316–322.

Mack, G., Tischner, R. – Planta. 1994, 194, 353–359.

Marschner, H. – Mineral Nutrition of Higher Plants, Londra, 1995.

Morales, F. ş.a. – Plant. Physiol. 1990, 94, 607–613.

Morales, F. ş.a. – Plant. Physiol. 1991, 97, 886–893.

Murakami, T. – Bull. Nat. Inst. Agrobiol. Res. 1991, 6, 143–187.

Niclsen, K.K. ş.a. – Plant. Mol. Biol. 1996, 31, 539–552.

Plenchette, C., Trouvelot, A. – Proceedings of the 1'European Symposium on Mycorrhizae. Dijon, 1985, 559–561.

Prodoehl, K.A. ş.a. – J. Amer. Soc. Agron. 1992, 84, 1002–1005.

Qi, X. ş.a. – Plant. Physiol. 1995, 108, 387–392.

Radke, J.K., Bauer, R.E. – Agron. J. 1969, 61, 860–863.

Ran, Z., Michaelis, G. – Theor. Appl. Genet. 1995, 91, 837–840.

Rao, I.M. ş.a. – Plant. Physiol. 1990, 92, 29–36.

Rao, I.M. ş.a. – Plant. Physiol. Biochem. 1993, 31, 223–231.

Rao, I.M., Terry, N. – Plant. Physiol. 1995, 107, 1313–1321.

Savitski, V.A., Sawitski, H. – J. Am. Soc. Sug. Beet. Technol. 1965, 13, 621–644.

Schweisguth, B. şi *Denizot, J.P.* – Agronomie, 1993, 13, 591–595.

Servaites, J.C. ş.a. – Plant. Physiol. 1989, 89, 403–408.

Sestak, Z. – Biol. Plant. 1966, 8, 336–346.

Sich, W.J. ş.a. – Plant. Physiol. 1991, 97, 1109–1114.

Stout, M. J. – Agr. Res. 1946, 72, 49–68.

Sudina, O.G. ş.a. – Ukr. Bot. Zh. 1976, 33, 132–136.

Ştefan, V. – Fitotehnie, Bucureşti, 1996.

Terry, N. – J. Exp. Bot. 1968, 19, 795–811.

Thorne, G.N. ş.a. – Ann. Bot. 1967, 31, 71–101.

Toma, S.I., Lisnik, S.S. – Mineral Nutrition of Plants, Sofia, 1979, vol. II, 74–78.

Tretyak, T.V., Okanenko, A.S. – Fiziol. Rast. 1966, 13, 469–478.

Tubbe, A., Buckhont, T.J. – Plant. Physiol. 1992, 99, 945–951.

Ulrich, A. – Agron. J. 1952, 44, 66–73.

Vandendriessche, H. ş.a. – Photosynthetica, 1960, 24, 385–391.

Winder, T., Nishio, J.N. – Plant. Physiol. 1995, 108, 1487–1494.

Winter, H. – Planta, 1954, 44, 636–668.

Winzer, T. ş.a. – J. Exp. Bot. 1996, 47, 863–870.

Zanoschi, V., Toma, C. – Morfologia şi anatomia plantelor cultivate, Bucureşti, 1985.

*** – Le bettravier français. 1993, 627, 12–13.

BCU IASI CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

Capitolul 15
SOLANUM TUBEROSUM L. (CARTOFUL)

Această specie anuală, cu largă răspândire în cultură, poate fi considerată şi perenă datorită existenţei tuberculilor, care asigură înmulţirea pe cale vegetativă.

Pe parcursul unui ciclu anual de vegetaţie a plantelor de cartof se pot deosebi următoarele faze:

- plantat – răsărit, perioadă în care are loc încolţirea tuberculilor de cartof;
- răsărit – îmbobocit, perioadă pe parcursul căreia se formează stolonii şi are loc iniţierea tuberizării;
- îmbobocit – înflorit, perioadă caracterizată prin intensificarea tuberizării şi reducerea creşterilor;
- înflorit – maturare, perioadă în care se încheie procesul de tuberizare şi încetează creşterile vegetative.

15.1. Fiziologia încolţirii tuberculilor

Tuberculii reprezintă tulpini metamorfozate subterane, cu rol de depozitare a substanţelor de rezervă. Pe suprafaţa lor se găsesc muguri grupaţi câte trei, în mici scobituri şi protejaţi de frunze mici, cu forma unor solzi. Dispunerea mugurilor pe suprafaţa tuberculilor este în spirală, fiind mai deşi în partea apicală şi mai rari în partea bazală, care este în legătură cu stolonul (Zanoschi şi Toma, 1985). Densitatea mugurilor este mai mare la tuberculii tineri şi mai mică la cei maturi. Între muguri se găsesc internoduri mai lungi spre partea bazală a tuberculului şi mai scurte spre partea apicală.

Forma, mărimea şi culoarea tuberculilor variază în funcţie de soi, condiţiile climatice şi de cultură.

Pe parcursul perioadei de iarnă, în condiţii favorabile de păstrare, tuberculii se găsesc în repaus vegetativ (dormanţă). Puşi în condiţii favorabile de încolţire (temperetură ridicată, întuneric, umiditate), îşi întrerup repausul vegetativ, iar mugurii încep să crească. Alam, Murr şi Kristof (1994) au constatat că întreruperea repausului este însoţită de biosinteza proteinelor şi, în special, a două polipeptide cu greutatea moleculară de 97, respectiv 110 kDa.

Creşterea mugurilor este dependentă de vârsta fiziologică a tuberculilor, care reprezintă stadiul fiziologic la un moment dat, ce ilustrează gradul vizibil de dezvoltare a mugurilor. După Krijte (1962), vârsta fiziologică poate fi apreciată pe baza modificării capacităţii de încolţire a tuberculilor în timp.

Tuberculii plantaţi, ajunşi în contact cu soluţia solului, pot pierde o parte din substanţele solubile: glucide, aminoacizi, acizi organici etc., probabil, datorită faptului că integritatea membranelor plasmatice este parţial afectată pe parcursul perioadei de păstrare. Pe această cale se pot elimina aproximativ 20 % din potasiu şi 50 % din fosfor, în primele 10–15 zile de la plantare (Moorby, 1968). Cu cât cantitatea de compuşi solubili ce difuzează în soluţia solului este mai mică, cu atât procesul de încolţire se desfăşoară în condiţii mai bune.

Concomitent cu difuzia compuşilor solubili are loc şi un proces invers de absorbţie a apei şi a substanţelor minerale.

Ieşirea din repausul vegetativ al tuberculilor poate avea loc în depozite sau după plantarea în sol. Durata repausului variază în funcţie de soi şi ieşirea din repaus corespunde cu momentul când 80 % din muguri au lungimea de 2 mm (Van Hersum, 1992). Acest proces, ca şi intrarea în repaus, este controlat genetic. Represia sau activarea genelor determină biosinteza de ADN, respectiv de ARNm specific pentru sinteza protein-enzimelor implicate în metabolismul hormonilor. Modificarea balanţei hormonale prin diminuarea conţinutului în acid abscisic din tuberculi şi creşterea celui de gibereline constituie, după Moorby şi Milthrope (1978), un factor prioritar.

Bruisma şi Swart (1970) au precizat că giberelinele pot avea un efect stimulator asupra ieşirii din repausul vegetativ al tuberculilor, iar Smith şi Rappaport (1969) au constatat creşterea conţinutului în gibereline din tuberculi la sfârşitul perioadei de repaus.

Acidul abscisic, hormonul inhibitor de creştere, care induce repausul (dormanţa), se găseşte în cantităţi mari în tuberculii aflaţi în repaus vegetativ şi scade de 10–100 de ori pe parcursul perioadei de ieşire din repausul vegetativ. Concomitent s-a constatat şi diminuarea

conţinutului altor inhibitori de creştere din tuberculi ca: acidul cafeic şi scopoletina (Korableva ş.a., 1977).

După Harris (1992), hormonii influenţează sinteza enzimelor sau activitatea acestora. Pereira şi Valio (1984) consideră că giberelinele modifică nivelul fosforilazelor şi nu au influenţă asupra amilazelor.

Cercetările efectuate de Rappaport şi Wolf (1969), cu uridină şi timitidină marcată (^3H), au pus în evidenţă sinteza ARN-ului şi a ADN-ului în mugurii tuberculilor în curs de încolţire.

Încolţirea tuberculilor este însoţită de hidroliza substanţelor de rezervă, produşii intermediari fiind utilizaţi pentru creşterea mugurilor (colţi) sau în procesul de respiraţie. Îndepărtarea colţilor are efect inhibitor asupra hidrolizei amidonului.

Hidroliza amidonului are loc în prezenţa amilazelor cu formarea de dextrine şi în final de maltoză, care în prezenţa maltazei pune în libertate glucoza.

În funcţie de temperatura din timpul perioadei de încolţire, glucidul predominant care rezultă din procesul de hidroliză variază. Astfel, la temperaturi mai mari de 5 °C se acumulează glucoza, iar la temperaturi mai mici se formează zaharoza.

Proteinele depozitate în veziculele proteice din celulele periferice ale tuberculilor sunt biodegradate în prezenţa proteazelor, aminoacizii rezultaţi fiind utilizaţi mai ales pentru creşterea mugurilor (Marinos, 1965, 1967). Dintre aminoacizii rezultaţi, prolina este transportată cu uşurinţă spre muguri, unde se acumulează la întuneric şi dispare la lumină (Breyhan ş.a., 1962). Isola şi Franzoni (1993) au izolat din tuberculi o polipeptidă cu greutatea moleculară de 25 kDa, care este o cistein protează sintetizată "de novo". Au fost identificate şi o aminopeptidază şi o carbopeptidază cu greutatea moleculară de aproximativ 60 kDa, care participă la biodegradarea proteinelor din tuberculii de cartof.

Din biodegradarea lipidelor rezultă glicerol şi acizi graşi, care sunt transportaţi spre muguri, unde sunt utilizaţi pentru sinteza de noi lipide sau sunt metabolizaţi în procesul de respiraţie.

Simultan cu iniţierea procesului de încolţire, se constată creşterea permeabilităţii membranelor plasmatice, ceea ce facilitează transportul zaharozei şi al altor compuşi solubili spre mugurii în creştere. Această creştere a permeabilităţii membranelor plasmatice este pusă în evidenţă şi de conductibilitatea electrică a ţesuturilor. Burzo (1986) a precizat că valoarea medie a acestui indicator creşte de la 593 μS în tuberculii aflaţi în repaus vegetativ la 660 μS la cei cu înce-

Tabelul 15.1. **Activitatea unor enzime oxidative din tuberculii păstraţi la 4 °C**

Enzima	Ţesutul	La depozitare	Durata de păstrare (zile)					
			21	55	89	110	172	297
Catalază, ml O_2/g/3 min.	O	421	241	464	385	323	311	562
	PS	494	201	135	116	174	234	454
	PC	525	241	140	159	195	295	424
Peroxidază, ml CO_2/g/15 min.	O	0	0	0	0	0,2	1,9	4,4
	PS	3,2	1,8	1,6	2,2	2,3	2,3	9,2
	PC	3,8	3,5	3,0	3,5	3,7	3,6	13,6
Polifenoloxidază, ml O_2/g/15 min.	O	27	36	30	71	91	101	125
	PS	0	0	5	4	2	14	61
	PC	0	0	0	8	9	12	28
Ascorbinoxidază, ml O_2/g/15 min.	O	0,2	0,8	2,2	3,1	4,3	2,1	0,6
	PS	0	0	0	0	0	0	0
	PC	0	0	0	0	0	0	

O — ochi ; PS — parenchim subocular ; PC — parenchim central

put de încolţire şi la 672 μS la cei încolţiţi (*Fig. 15.1.*). S-a constatat, de asemenea, că valoarea maximă a conductibilităţii electrice se află în zona centrală a tuberculilor, de unde începe, de altfel, hidroliza amidonului şi transportul glucidelor simple spre muguri. Kumar şi Knowles (1993) au precizat că deteriorarea integrităţii membranelor plasmatice se datoreşte peroxidării fosfolipidelor, proces din care rezultă malondialdehidă şi etilenă, care se acumulează în ţesuturi.

Activitatea enzimatică din tuberculii în curs de încolţire prezintă o dinamică caracteristică. Astfel, Burzo ş.a. (1986) au constatat următoarele:

Activitatea catalazei a avut valoarea maximă în parenchimul central al tuberculilor, când aceştia se aflau în repaus vegetativ. În perioada de intrare în vegetaţie, activitatea maximă a catalazei s-a determinat în muguri. Această modificare a avut loc după 55 zile de păstrare la temperatura de 4 °C (*Tabelul 15.1.*).

Activitatea peroxidazei a avut cele mai mari valori în parenchimul central al tuberculilor aflaţi în repaus vegetativ şi a lipsit în muguri.

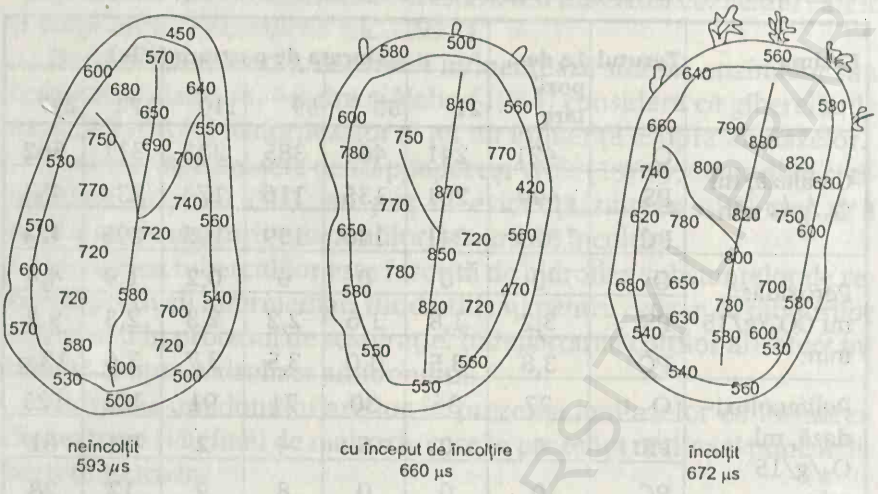

Fig. 15.1. Conductibilitatea electrică a ţesuturilor din tuberculii de cartof aflaţi în diferite faze de încolţire

La ieşirea din repausul vegetativ, s-a pus în evidenţă activitatea acestei enzime şi în muguri şi s-a constatat creşterea activităţii în toate ţesuturile tuberculilor.

Activitatea polifenoloxidazei a fost identificată numai în mugurii aflaţi în repaus vegetativ. După 55 de zile de păstrare a tuberculilor la temperatura de 4 °C, s-a determinat activitatea acestei enzime şi în parenchimul subocular şi după 89 de zile în muguri.

Activitatea ascorbinoxidazei a fost identificată numai în muguri, cu un maximum după 110 zile de păstrare la 4 °C.

Intensitatea procesului de respiraţie a tuberculilor creşte de 4–10 ori în timpul încolţirii, furnizând o cantitate mărită de energie biochimică, necesară pentru procesele de biosinteză implicate în creşterea mugurilor. După datele obţinute de Burzo ş.a. (1986), intensitatea acestui proces creşte în perioada de încolţire de la 4,5 mg CO_2/kg/h, la 19,2 mg CO_2/kg/h în cazul păstrării la temperatura de 4 °C, până la 43,1 mg CO_2/kg/h, la tuberculii păstraţi la 20 °C.

În perioada de încolţire şi până la realizarea unei suprafeţe foliare de 200–300 cm^2 plantele de cartof sunt dependente de substratul provenit din tubercul (Harris, 1992).

Creşterea mugurilor de pe tuberculii de cartof este reglată prin mecanismul de dominanţă apicală. Ca urmare, la plantare tuberculii pot avea toţi mugurii în repaus sau unul, sau mai mulţi muguri crescuţi şi ceilalţi cu creşterea inhibată corelativ.

Viteza de creştere a mugurilor este constantă şi proporţională cu mărimea tuberculilor, fiind invers proporţională cu numărul de muguri de pe tuberculi (Morris, 1966).

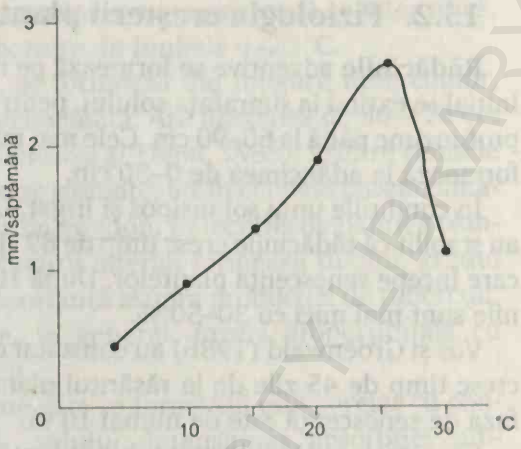

Fig. 15.2. Influenţa temperaturii asupra creşterii mugurului apical la tuberculii de cartof, soiul *Arran Pilot* (Sadler, 1961)

Încolţirea tuberculilor de cartof este dependentă de condiţiile din mediul ambiant.

Temperatura reprezintă principalul factor care influenţează procesul de încolţire. Temperatura optimă pentru creşterea mugurilor este de 25 °C (*Fig. 15.2.*). În cazul în care tuberculii au fost păstraţi în depozite frigorifice o perioadă lungă de timp (circa 7 luni), temperatura optimă de încolţire scade la 15 °C (Burton, 1982).

Lumina inhibă creşterea mugurilor, în timp ce întunericul stimulează acest proces. S-a constatat, de asemenea, că radiaţiile albastre au efect inhibitor, în timp ce radiaţiile roşii (707 nm) stimulează acest proces (Harris, 1992).

Umiditatea relativă a aerului din spaţiile de depozitare a tuberculilor are o influenţă mai redusă asupra procesului de încolţire comparativ cu ceilalţi factori (Davidson, 1958). Umiditatea solului are însă un efect dominant, seceta având un efect inhibitor asupra acestui proces.

Salinitatea (3,2–7,0 dS/m) întârzie creşterea rădăcinii, tulpinii şi răsăritul plantelor de cartof (Levy ş.a., 1993).

În timpul creşterii mugurilor şi a colţilor se diferenţiază noi primordii foliare, muguri axilari, stoloni diageotropi şi primordii radiculare.

15.2. Fiziologia creşterii plantei de cartof

Rădăcinile adventive se formează pe nodurile tulpinii subterane. Iniţial se extind la suprafaţa solului, pentru ca ulterior să pătrundă în profunzime până la 60–90 cm. Cele mai multe rădăcini, circa 82 %, se formează la adâncimea de 0–30 cm.

În condiţiile unui sol nisipos şi irigat, Lesczynski şi Tarner (1976) au stabilit că rădăcinile cresc timp de 89 zile după răsărit, perioadă în care începe senescenţa plantelor. După 107 zile de la răsărit, rădăcinile sunt mai mici cu 30–50 %.

Vos şi Groenwald (1986) au constatat că în sol neirigat, rădăcinile cresc timp de 45 zile de la răsăritul plantelor, iar micşorarea lor în faza de senescenţă este de numai 10 %.

Lungimea rădăcinilor este dependentă şi de conţinutul solului în elemente minerale. Harris (1992) a constatat că soiul *Wilja*, cultivat în sol neîngrăşăt, are o lungime totală a rădăcinilor de 8,56 km/m^2 sol, iar aplicarea a 250 kg N/ha a determinat creşterea lungimii totale la 11,90 km/m^2.

Adâncimea la care ajung rădăcinile variază în funcţie de sol între 0,5 şi 1,0 m, iar masa rădăcinilor variază între 77 şi 100 g/m^3 şi lungimea între 7,1 şi 12,0 km/m^2 (Harris, 1992).

Primordiile rădăcinilor laterale se formează din periciclu. În cazul tuberculilor, primordiile rădăcinilor se formează în apropierea ţesutului vascular, dar ţesutul de origine nu a fost bine precizat (Harris, 1992).

Apariţia tulpinilor la suprafaţa solului este dependentă de temperatură, conţinutul în apă, concentraţia substanţelor minerale din sol, lungimea colţilor la plantare şi adâncimea de plantare.

Rădăcinile plantelor de cartof formează micorize vezicular-arbusculare cu ciupercile din specia *Glomus fasciculatum*. Micoriza afectează metabolismul fenolic din rădăcini, împiedică producerea etilenei şi capacitatea de apărare la atacul patogen. Fosforul reface parţial capacitatea rădăcinilor de a sintetiza etilena şi creşte rezistenţa celulelor la infecţiile cu ciuperci micoritice (McArthur şi Knowles, 1992).

Ritmul de răsărire a tulpinilor este mai lent în solurile uscate şi, în special, la temperaturi ridicate. De asemenea, temperaturile coborâte întârzie răsăritul plantelor, determinând în acelaşi timp scurtarea tulpinilor şi reducerea suprafeţei foliare. Firman ş.a. (1991) au deter-

minat ritmul de creştere a mugurilor şi au constatat că se intensifică, pe măsură ce temperatura sporeşte, în limitele 4–20 °C.

Tulpina epigee, erbacee, se formează din mugurii tuberculilor, iniţial este erectă, apoi devine înclinată. Are lungimea de 30–120 cm şi grosimea de 0,6–1,2 cm (Zanoschi şi Toma, 1985). Printre celulele epidermice ale tulpinii se găsesc stomate, iar în celulele parenchimatice se află depozitate granule de amidon. În locurile de fixare a frunzelor tulpina este costată. Mugurii laterali formează tulpini, gradul de ramificare având mare importanţă asupra producţiei de tuberculi. Formarea ramificaţiilor este, în general, invers proporţională cu creşterea în lungime a tulpinii.

Numărul tulpinilor aeriene care se formează este corelat cu concentraţia în ioni a soluţiei solului. Intensitatea absorbţiei substanţelor minerale, în primele etape ale încolţirii, pare să aibă un efect favorabil asupra numărului de tulpini aeriene (Moorby, 1968).

Tulpinile se pot forma din: mugurii tuberculilor, din nodurile tulpinii principale din sol, din stoloni şi din tulpinile epigee. Toate aceste tulpini ierboase formează o tufă.

Numărul tulpinilor aeriene este dependent şi de mărimea tuberculilor. Allen şi Wurr (1973) au constatat că cele mai multe tulpini se formează din mugurii din zona apicală a tuberculilor, în timp ce mugurii bazali nu cresc.

Densitatea tulpinilor aeriene este mai mare în cazul fertilizării solului cu azot (Dayson şi Watson, 1971), dar creşterea densităţii determină sporirea înălţimii tulpinilor şi diminuarea numărului de ramificaţii laterale (Ifenkwe, 1975). Numărul tulpinilor epigee este corelat însă cu producţia de tuberculi. Allen (1972) a constatat că soiul *King Edward*, cu o densitate de 299 000 tulpini/ha, a produs 1 173 000 tuberculi/ha, în timp ce la o densitate mai mică, şi anume de 233 500 tulpini/ha, numărul tuberculilor a scăzut la 522 000 tuberculi/ha.

Masa medie a plantelor din 9 soiuri de cartof cultivaţi la Slobozia Moară a variat între 1 112g şi 1 449 g (Dorobanţi ş.a., 1991). În faza de creştere vegetativă (24 mai), ponderea au deţinut-o frunzele (39,7 %), urmate de tulpini (31,0 %) şi rădăcini (29,3 %). În faza de tuberizare (9 iulie), masa maximă a fost determinată la rădăcini (72,2 %) şi tulpini (16,8 %), în timp ce frunzele au avut o pondere redusă (11,0 %).

Frunzele se formează din meristemul de flanc al mugurilor vegetativi, care dă naştere primordiilor foliare, cu o filotaxie în spirală (Klopfer, 1965).

Frunzele sunt penat sectate, au forme şi dimensiuni diferite în funcţie de soi. Ele sunt alcătuite din 7–11 lobi, care nu au peţiol, sau din tot atâtea foliole prevăzute cu peţioli (Howard, 1970). Frunzele mature sunt alcătuite dintr-un ţesut palisadic care are un singur strat de celule şi dintr-un ţesut lacunar, care are 3–5 straturi de celule. Nervurile foliolelor sunt penat ramificate.

Creşterea foliolelor se realizează prin activitatea meristemului periferic, iar formarea lor are loc bazipetal. Creşterea în grosime sau gonflarea limbului foliar se realizează cu participarea meristemului abaxal. În general, creşterea frunzelor la plantele de cartof este mai rapidă comparativ cu a altor specii.

Creşterea frunzelor este influenţată de condiţiile din mediul ambiant. Astfel, temperatura minimă pentru creşterea frunzelor este de 7 °C, iar temperatura optimă este de 20 °C (Borah şi Milthrope, 1962). Frunzele iluminate puternic au celulele palisadice mari, bogate în cloroplaste, floemul şi colenchimul sunt abundente, iar suprafaţa lor este acoperită cu un număr mai mare de peri comparativ cu cele slab iluminate (Scaramella Petri, 1963). În condiţii de poluare, ţesutul palisadic este afectat de necroze (Hooker ş.a., 1973).

Numărul de cloroplaste dintr-o celulă a parenchimului palisadic variază între 40 şi 215, iar într-o celulă a parenchimului lacunar variază între 50 şi 85 (Mokronosov ş.a., 1973). În timpul ontogeniei frunzelor numărul de plastide din celule scade de 2–3 ori.

Conţinutul în clorofilă a frunzelor variază între 0,20 şi 0,58 g/m^2, valoarea maximă fiind determinată la frunza a 6-a (Frier, 1977). Conţinutul în clorofilă determinat de autori în frunzele soiului *Desiree* a fost de 103,88 mg/100 g subst. proaspătă. Conţinutul în caroten şi xantofilă al frunzelor a fost de 18,03 mg/100 g.

Raportul clorofilă *a/b* a avut valoarea de 3,45, iar raportul clorofilă totală/pigmenţi galbeni a avut valoarea 18,03. După Kislyakova ş.a. (1967), valoarea raportului clorofilă/caroteni se modifică puţin pe parcursul perioadei de vegetaţie.

Perii glandulari ce acoperă suprafaţa frunzelor sunt de două tipuri. Unii sunt alcătuiţi dintr-o celulă şi au rol în secreţia substanţelor volatile, alţii conţin un cristal proteic în celula terminală.

Indicele suprafeţei foliare, adică raportul dintre suprafaţa foliară şi suprafaţa proiecţiei acesteia pe sol, variază pe parcursul perioadei

de vegetaţie în modul următor: are o valoare mică la începutul acestei perioade, realizează valoarea maximă (2–5) la mijlocul lunii iulie – începutul lunii august şi scade spre sfârşitul perioadei de vegetaţie (*Fig. 15.3.*). Determinările efectuate de Geamănu (1987) au precizat că la o cultură cu densitatea de 35 000 plante/ha indicele suprafeţei foliare are valoarea 4.

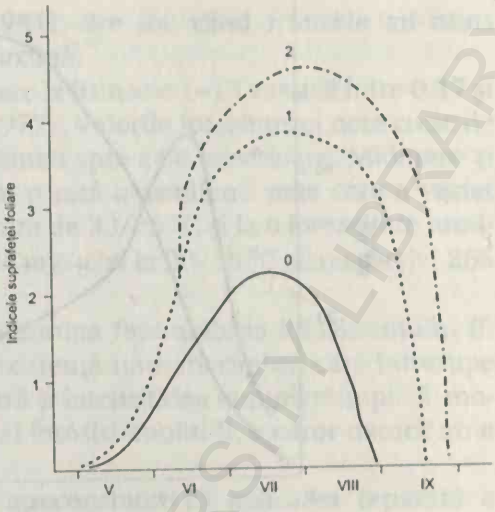

Fig. 15.3. Dinamica indicelui suprafeţei foliare la cartof, soiul *Majestic*, îngrăşat cu trei doze de azot (Ivins şi Bremner, 1964)

Suprafaţa foliară totală, determinată de Dorobanţu ş.a. (1987), la 7 soiuri de cartof, a variat între 659 şi 940 cm^2 în data de 30 mai, între 3 178 şi 4 353 cm^2 în data de 12 iunie şi între 4 493 şi 5 832 cm^2 în 9 iulie. Suprafaţa foliară totală a fost mai mare la soiurile *Semenic, Eba, Super* şi *Desiree* comparativ cu a celorlalte soiuri.

Watson şi Wilson (1956) au constatat că îngrăşămintele cu azot, fosfor şi potasiu stimulează creşterea suprafeţei foliare. Faza critică în care îngrăşămintele influenţează mai mult suprafaţa foliară diferă cu natura acestora. Astfel, Harris (1992) a stabilit că azotul determină creşterea indicelui suprafeţei foliare pe tot parcursul perioadei de vegetaţie. Fosforul sporeşte valoarea acestui indice în fazele timpurii de creştere, dar întrucât stimulează procesul de senescenţă, reduce valoarea indicelui suprafeţei foliare la sfârşitul perioadei de vegetaţie. Potasiul are un efect redus în sezonul timpuriu de creştere şi determină sporirea indicelui suprafeţei foliare după maturitate, întârziind senescenţa frunzelor.

Dayson şi Watson (1971) au constatat că efectul fosforului şi al potasiului asupra indicelui suprafeţei foliare este mai mic comparativ cu al azotului.

Conţinutul frunzelor în azot şi potasiu creşte în primele 60 de zile de vegetaţie. După această perioadă se constată diminuarea conţinutului în substanţe minerale din frunze, ca urmare a creşterii celulelor în volum, a acumulării apei şi a glucidelor (Gunasena, 1969).

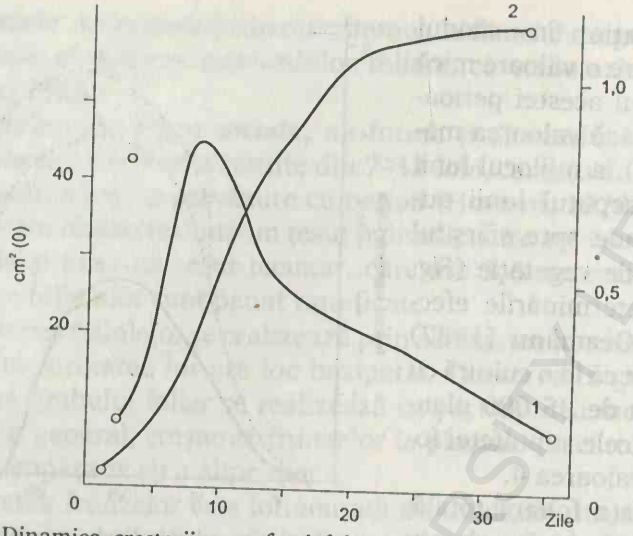

Fig. 15.4. Dinamica creşterii suprafeţei foliare (1) şi a fotosintezei nete (2) pe parcursul ontogeniei frunzelor (Mokrousov, 1981)

Intensitatea **procesului de transpiraţie** variază în funcţie de soi şi de condiţiile mediului ambiant. În cazul soiului *Desiree*, variază între 0,57 şi 0,62 g/dm^2/h. Intensitatea acestui proces este corelată cu acumularea substanţei uscate în frunze. Astfel, după Bodlaender (1986), eficienţa procesului de transpiraţie variază între 5,4 şi 7,9 g compuşi asimilaţi/kg apă eliminată.

În condiţii de stres hidric, la un potenţial hidric foliar de – 0,4... –0,5 MPa, transpiraţia se reduce, iar la un potenţial de –1,5 MPa, scade foarte mult ca intensitate, în urma închiderii stomatelor (Campbell ş.a., 1976).

Fotosinteza este în relaţie directă cu recepţionarea radiaţiilor luminoase. Mackerron şi Waister (1985) au constatat că sunt recepţionate aproximativ 95–98 % din radiaţia luminoasă incidentă, în cazul în care indicele suprafeţei foliare are valoarea 3. Harris (1992) consideră că recepţia acestei proporţii de radiaţii solare incidente se poate realiza numai în cazul în care indicele suprafeţei foliare are valoarea 6 şi care se poate obţine numai în cazul fertilizării cu azot.

Mokrousov ş.a. (1973) au constatat că între intensitatea procesului de fotosinteză şi activitatea ribulozo-1,5-difosfat carboxilazei/oxidazei există o corelaţie pozitivă.

Maximumul fotosintetic se realizează, după Mokrousov ş.a.(1973), la frunzele în vârstă de 5–10 zile (*Fig. 15.4.*), iar după

Borzenkova şi Nefedova (1981), are loc când frunzele au atins 35–55 % din suprafaţa lor maximă.

Intensitatea fotosintezei nete la frunzele 1–13 variază între 0,17 şi 0,43 mg $CO_2/m^2/s$ (Tsuno, 1977). Valorile fotosintezei nete cresc de la frunzele situate la baza plantei spre cele superioare. Midmore şi Prange (1992) au determinat o rată a asimilării nete care a variat între 32 mg/g/zi la temperatura de 33/25 °C şi la o intensitate luminoasă de 256 μmol/m^2/s şi 74 mg/g/zi la 20/10 °C şi, respectiv, 265 μmol/m^2/s.

Temperatura de 38 °C determină fotoinhibiţia fotosistemului II. Navaux (1994) a constatat existenţa unui mecanism care întrerupe sinergismul dintre temperatură şi intensitatea luminii şi implică modificări în centrul de reacţie al fotosistemului II, a căror natură nu a fost precizată.

Dorobanţu ş.a. (1987) au constatat că aplicarea separată a îngrăşămintelor cu NPK sau în asociere cu gunoiul de grajd a stimulat procesul de fotosinteză. De asemenea, intensitatea acestui proces a fost mai mare la soiul *Ostara* comparativ cu soiul *Desiree*.

Wolf (1993) a constatat că în condiţii favorabile de mediu, 90 % din glucidele sintetizate în frunzele mature sunt translocate în tuberculi în decurs de 24 ore, iar frunzele tinere, ajunse la dimensiunea maximă, constituie principala sursă de asimilate pentru tuberculii aflaţi în faza de creştere.

Intensitatea **procesului de respiraţie** a prezentat valori mari la frunzele tinere (490,4 mg CO_2/kg/h) şi a diminuat lent pe parcursul perioadei de vegetaţie. Creşterea dozei de îngrăşăminte cu NPK a determinat sporirea cu 2–90 % a intensităţii procesului de respiraţie, în funcţie de cantitatea aplicată şi fenofaza în care s-a făcut analiza (Dorobanţu ş.a., 1984).

Respiraţia alternativă are o intensitate scăzută în cazul tuberculilor tineri şi se măreşte o dată cu avansarea gradului de maturare.

Florile se formează din primordiile florale, care iau naştere din meristemul de aşteptare al mugurilor.

Florile plantelor de cartof sunt actinomorfe, hermafrodite, pentamere, dispuse într-o cimă terminală (Zanoschi şi Toma, 1985). Ele sunt alcătuite din 5 sepale, 5 petale unite, 5 stamine şi 1 pistil bicarpelar. Ovarul este sincarp, bilocular, superior şi are un stil lung şi un stigmat bilobat.

Înflorirea are loc în lunile iulie – august şi este întârziată de temperaturile coborâte din timpul nopţii.

Florile, în cele mai frecvente cazuri, se autopolenizează, iar fructul este o bacă sferică, cu diametrul de 1,5–2,0 cm, care conţine 50–300 seminţe. Abscisia petalelor are loc înainte de maturarea fructelor şi a seminţelor.

Factorii agropedoclimatici au un efect determinant asupra acumulării substanţelor în plantele de cartof şi, respectiv, asupra procesului de creştere.

James ş.a. (1994) au constatat că fertilizarea cu azot, potasiu şi clor a avut un efect complex asupra concentraţiei în ioni de nitrat, sulfat, clor, potasiu, calciu şi magneziu din peţioli. Fertilizarea solului cu azot a avut efect stimulator asupra acumulării potasiului şi magneziului şi inhibitor asupra acumulării calciului în peţioli. Suma conţinutului în potasiu, calciu şi magneziu a fost constantă pe durata recoltării probelor, în timp ce suma concentraţiei nitraţilor, sulfaţilor şi a clorului a fost variabilă. Raportul dintre suma cationilor şi a anionilor a variat între 3 şi 5.

15.3. Fiziologia formării recoltei

Stolonii se formează din mugurii de la nodurile subterane ale tulpinilor epigee şi se prezintă sub forma unor prelungiri cilindrice, ramificate şi mai îngroşate decât rădăcinile.

La nodurile stolonilor se găsesc frunze sub formă de solzi, care protejează mugurii, din care pot lua naştere noi ramificaţii. Creşterea stolonilor este internodală, de aproximativ 50 mm/h (Dixon, 1922).

Apexul stolonilor are diametrul mic, iar vasele conducătoare se diferenţiază de la 80 μm de apex. Stolonii maturi au fascicole bicolaterale, care au mai puţin xilem şi mai mult floem, prin care pot transporta rapid apa şi substanţele minerale spre tubercul şi în sens invers.

Ordinea de formare a stolonilor este de la nodul bazal al tulpinii spre cele superioare (Gray, 1973). Numărul de noduri cu stoloni şi lungimea acestora sunt influenţate de factorii de mediu, în special de nutriţie şi de întuneric (Kumar şi Wareing, 1972), precum şi de hormoni. O valoare mai mică a raportului citochinine/gibereline stimulează formarea stolonilor. Un astfel de raport hormonal se realizează în condiţii de fotoperioadă scurtă (Woolley şi Wareing, 1972).

La capătul stolonilor se formează **tuberculii** care sunt tulpini metamorfozate, cu rol de depozitare. Uneori se formează tuberculi şi direct din colţi sau din mugurii axilari. Primul tubercul se formează, de

obicei, din stolonul inferior (Plaisad, 1957), iar tuberculii cu dimensiunile cele mai mari se formează la începutul perioadei de tuberizare.

Inițierea tuberizării are loc în faze diferite de vegetație: timpuriu, în cazul în care s-au plantat tuberculi încolțiți și târziu, dacă creșterile vegetative ale plantelor sunt foarte mari.

Tuberculii se formează în regiunea subapicală a stolonilor, care se îngroașă. Această îngroșare se datorește, după Booth (1963), creșterii celulelor parenchimului cortical, urmată de diviziunea celulelor din zona parenchimului medular (Reeve ș.a., 1969) și apoi de diviziunea cortexului și a zonei perimedulare. Aspectele legate de rolul creșterii celulelor și a diviziunii, în primele etape ale tuberizării, încă nu sunt pe deplin elucidate.

Diviziunea celulelor din apexul stolonilor scade după începerea tuberizării (Leshem și Clowes, 1972) și din această cauză, creșterea tuberculilor este dependentă de creșterea internodurilor prezente în mugurul apical și nu de formarea de noi internoduri.

Duncan și Ewing (1984) au constatat că după 1–4 zile de la inițierea tuberizării începe acumularea amidonului.

Mecanismul de inițiere a tuberizării constituie încă o problemă în discuție.

Berg ș.a. (1996) au precizat că tuberizarea a fost asociată cu 11 locusuri din 7 cromozomi, cel mai mare efect avându-l locusurile din cromozomul 5. Mai mult de jumătate din alelele care favorizează tuberizarea au fost dominante.

Salter (1963) a constatat că există o acumulare de glucide în apexul stolonilor, înaintea inițierii tuberculilor. Lovell și Booth (1969) menționează că sinteza amidonului în stoloni este primul simptom detectabil al tuberizării, care are loc înaintea apariției modificărilor morfologice.

Formarea tuberculilor este influențată de următorii factori:

- temperaturile coborâte stimulează formarea tuberculilor, iar, după Burt (1964), inițierea tuberizării poate avea loc după 7 zile de la expunerea la temperatura de 7 °C;
- fotoperioadele scurte (9 ore de lumină pe zi) stimulează procesul de tuberizare, în timp ce fotoperioadele lungi (peste 14 ore de lumină pe zi) sunt neinductive. În general, soiurile timpurii răspund mai puțin la acțiunea fotoperioadei, comparativ cu cele târzii;

- kinetina stimulează formarea tuberculilor, prin creşterea activităţii amidon sintetazei şi inhibarea hidrolizei amidonului (Smith şi Palmer, 1970);
- giberelinele au un efect inhibitor asupra activităţii amidon sintetazei şi implicit asupra procesului de tuberizare (Slater, 1963). Concentraţia de gibereline din apexul stolonilor este mare înainte de tuberizare şi foarte scăzută după iniţierea acestui proces (Smith şi Rappaport, 1969);
- acidul abscisic stimulează, după Wareing şi Jennings (1979), procesul de tuberizare şi inhibă procesul de creştere, în timp ce Pelacho şi Mingo-Costell (1991) menţionează că rolul acestui hormon nu este încă clar;
- etilena are, după Oslund şi Li (1972), un efect stimulator asupra procesului de tuberizare, în timp ce Pelacho şi Mingo-Costell (1991) au constatat un efect inhibitor;
- substanţe cu structura asemănătoare cu a acidului jasmonic, biosintetizate în frunze, pot induce tuberizarea, după Koda ş.a. (1988). Tratamentele cu acid jasmonic au stimulat creşterea ratei tuberizării de 2,8 ori, au determinat formarea unui număr de tuberculi mai mare de 2,8 ori şi o masă a tuberculilor mai mare de 6,4 ori comparativ cu variantele tratate cu kinetină. Yoshihara ş.a. (1996) au constatat că în condiţii de fotoperioade lungi, tratamentele cu acid jasmonic marcat nu au determinat formarea tuberculilor. În condiţiile unor fotoperioade scurte s-a constatat formarea tuberculilor şi acumularea radioactivităţii în stoloni şi tuberculi. Se crede că acidul jasmonic este metabolizat cu formarea glicozidului acidului tuberinic care se acumulează în principal în frunze şi în cantităţi mai mici în toate organele plantelor şi are rol în inducerea tuberizării şi a formării florilor;
- tratamentele efectuate cu paclobutrazol şi zaharoza au un efect stimulator asupra tuberizării sau/şi asupra creşterii masei tuberculilor (Simko, 1994);
- glucidele prezente în cantitate mare în stoloni stimulează procesul de tuberizare, după Palmer şi Smith (1970);
- fertilizarea cu cantităţi mari de îngrăşăminte azotate stimulează creşterile vegetative, inhibând procesul de tuberizare;
- plantarea tuberculilor cu un grad avansat de încolţire scurtează perioada de tuberizare.

Transportul asimilatelor spre tuberculi are loc prin celulele din frunze, prin vasele liberiene, iar la nivelul tuberculilor prin celulele parenchimului de depozitare.

Produşii primari sintetizaţi în cloroplaste sunt reprezentaţi de triozofosfaţi. Aceştia sunt transportaţi prin membrana internă a cloroplastului antiport triozofosfat – fosfor anorganic, cu ajutorul unui transportor proteic specific. Acest transportor reprezintă principala proteină din membrana internă a cloroplastului şi este codificat de ADN-ul nuclear. Acest transportor este responsabil de ritmul de transport al triozofosfaţilor din cloroplast, în citoplasmă, respectiv de repartiţia triozelor între cloroplast şi citoplasmă. Membrana externă a cloroplastului este mai permeabilă şi permite trecerea moleculelor cu greutatea moleculară de până la 10 kDa (Flugge şi Benz, 1984).

În citoplasma celulelor din mezofilul foliar are loc sinteza glucozei şi a fructozei, din triozofosfaţi, iar în final din UDP-glucoză şi fructozo-6-fosfat, în prezenţa enzimei zaharozo sintetază, se formează zaharozo-6-fosfatul. Acesta este defosforilat în prezenţa enzimei zaharozofosfat fosfatază, rezultând zaharoza, care reprezintă principala formă de transport a glucidelor. Huber şi Huber (1992) consideră că zaharozofosfat sintaza joacă un rol-cheie în sinteza zaharozei şi în exportul acesteia din frunze. Activitatea acestei enzime este stimulată de prezenţa glucozo-6-fosfatului şi este inhibată de fosforul anorganic (Frommer şi Sonnewald, 1995).

Concomitent cu acest proces, are loc şi sinteza aminoacizilor, prin aminarea cetoacizilor, proces ce se desfăşoară în cloroplaste, citoplasmă şi mitocondrii.

Substanţele fotosintetizate, respectiv zaharoza şi aminoacizii, sunt transportate prin celulele mezofilului foliar şi ale parenchimului vascular pe cale simplasmică, fapt dovedit de numărul mare al plasmodesmelor (Van Bel, 1993). Între celulele parenchimului liberian şi celulele-anexă, transportul substanţelor se face pe cale apoplasmică, iar între celulele-anexă şi vasele liberiene, pe cale simplasmică. Transportul activ al zaharozei prin plasmalemă, din simplast în apoplast şi invers, se realizează cu participarea unui transportor proteic care are greutatea moleculară de 47 kDa (Lemoine ş.a., 1996). Biosinteza acestuia este codificată de genele SUT1, din ADN-ul nuclear (Henderson, 1990). Transportul zaharozei se realizează printr-un cotransport simport zaharoză-protoni, în raport de 1:1. Aceasta favorizează concentrarea zaharozei de 20–100

de ori în celulele-anexă şi în vasele liberiene şi, în acelaşi timp, acidifierea citoplasmei.

Aminoacizii sunt transportaţi în mod similar, printr-un transport simport cu protonii. Transportul activ al zaharozei şi al aminoacizilor necesită un consum de energie biochimică care provine din biodegradarea unei părţi din zaharoză în mitocondriile care se găsesc în număr mare în celulele-anexă.

Transportul zaharozei şi al aminoacizilor determină acumularea în celule a protonilor, care sunt apoi eliminaţi în apoplast printr-un transport activ: H^+ – ATP-ază. Transportorul proteic H^+ – ATP-ază are greutatea moleculară de 100 kDa şi este codificat de genele PHA1 din cromozomii 3 şi 6 (Gebhardt ş.a., 1992).

Zaharoza şi aminoacizii transportaţi activ în celulele-anexă trec prin plasmodesme în vasele liberiene, printr-un proces de difuziune. Mecanismul care stă la baza transportului sevei elaborate prin aceste vase nu este bine precizat.

Seva elaborată reprezintă un amestec complex de substanţe şi se prezintă sub forma unei soluţii ce conţine în principal: zaharoză, aminoacizi, acizi organici, ioni, vitamine şi hormoni. Aceste substanţe ajung prin intermediul vaselor liberiene până la tuberculi. Fasciculele vasculare pătrund prin partea bazală a tuberculului şi se ramifică spre partea apicală, în zona situată sub celulele corticale şi endoderma. Transportul substanţelor de la vasele liberiene la celulele parenchimului de depozitare se realizează pe trei căi.

Principala cale o reprezintă transportul simplasmic prin plasmodesme. Acest fapt este dovedit de numărul mare de plasmodesme existente între celulele parenchimului de depozitare. Transportul se realizează prin difuziune şi are loc dinspre soluţia mai concentrată din vasele liberiene spre soluţia mai diluată din parenchimul de depozitare. În aceste celule se menţine în permanenţă o concentraţie scăzută de zaharoză, ca urmare a utilizării acesteia în procesul de sinteză a amidonului, care este inactiv din punct de vedere osmotic.

Pe cale apoplasmică, proces în care este necesar transportul activ al zaharozei prin plasmalemă. Pe această cale zaharoza ajunge la toate celulele parenchimului de depozitare, pentru ca în final să fie transportată activ prin plasmalemă, la interiorul acestor celule, unde se depozitează sub formă de amidon.

Cea de a 3-a cale reprezintă o variantă a celei anterioare. Zaharoza transportată activ în apoplast este hidrolizată în prezenţa invertazei. Hexozele rezultate ajung pe cale apoplasmică la celulele parenchi-

mului de depozitare, unde sunt transportate activ prin plasmalemă în simplast. Oparka şi Prior (1988) au pus în evidenţă şi existenţa unui proces de endocitoză, prin care substanţele din apoplastul tuberculilor de cartof sunt transportate în simplast.

Consumul energetic necesar pentru transportul zaharozei din mezofilul foliar este în medie de 0,70 mol CO_2/mol zaharoză şi reprezintă 11–32 % din energia produsă în procesul de respiraţie (Bouma ş.a., 1995).

Rata medie a transportului asimilatelor spre tubercul este, după Moorby şi Milthrope (1978), de 1,3 g/cm^2 floem/h.

Pe lângă zaharoză, seva elaborată conţine cantităţi însemnate de azot, fosfor şi potasiu. Transportarea acestor ioni din frunze este mai intensă în perioada de senescenţă a acestora (Moorby, 1968). Transportul calciului se realizează numai prin vasele xilemului şi are loc mai ales noaptea.

Depozitarea asimilatelor începe din momentul formării tuberculilor şi se intensifică de 2–3 ori pe parcursul perioadei de creştere a acestora. În timpul formării lor, tuberculii din soiul *Russet Burbank* cresc în volum de 225–260 de ori, mărimea celulelor creşte de 15–20 ori în etapele timpurii şi de 7–18 ori în cele târzii. Creşterea în volum a celulelor este mai evidentă după ce tuberculii au realizat o masă de 30–45 g (Reeve ş.a., 1973).

Tuberculii sunt înveliţi la exterior cu un strat de suber, alcătuit din 5–15 rânduri de celule aplatizate, care s-au format prin diviziunea felogenului. Din loc în loc se găsesc lenticele, numărul acestora variind pentru un tubercul între 74 şi 141 (Wigginton, 1973).

Ţesutul cortical este gros, format din mai multe straturi de celule care conţin aleuronă sub formă cristaloidă, substanţe tanoide, pigmenţi şi granule de amidon.

Endoderma, alcătuită dintr-un singur strat de celule, dispare în fazele târzii ale procesului de creştere şi maturare. Spre interior se află cilindrul central, înconjurat de periciclu. Fasciculele vasculare sunt de tip bicolateral deschis, care la maturitate au o proporţie redusă de xilem, iar cambiul este discontinuu.

Zona perimedulară este alcătuită din parenchim de depozitare, în care sunt dispuse fascicule liberiene interne. În centrul tuberculului se găseşte zona medulară, care are formă stelată şi conţine puţine granule de amidon.

Parenchimul de depozitare este alcătuit din celule izodiametrice, în care se acumulează proteine sub formă cristalină (Holzl şi Ban-

cher, 1958), cu dimensiuni variind între 10 şi 25 μm. Alături de acestea se găseşte ARNm (Hoff, 1971) şi caloză, care formează structuri sferice sau eliptice (Wodicka şi Wenzel, 1971).

Zaharoza ajunsă în celulele parenchimului de depozitare este biodegradată în prezenţa zaharozo sintetazei la glucoză şi fructoză. În prezenţa unei izomeraze, fructoza este transformată în glucoză, care formează ADP-glucoza, reacţie catalizată de enzima ADP-glucozo pirofosforilază. ADP-glucoza este transportată prin membranele amiloplastului la interiorul acestuia, printr-un transport activ. În prezenţa enzimei amidon sintetază din amiloplast are loc formarea legăturii 1,4-α-glicozidice între moleculele de ADP-glucoză, rezultând lanţurile de amiloză. Enzima Q (*brancing enzime*) formează legăturile 1,6-α-glicozidice, prin care moleculele de ADP-glucoză se leagă lateral de moleculele de amiloză, formând amilopectina. Khoshnoodi ş.a. (1996) au precizat că există 3 forme de enzime Q, cu greutatea moleculară de 80, 97 şi 103 kDa. Enzima cu greutatea moleculară de 80 kDa a fost prezentă numai în tuberculii depozitaţi.

Prin depunerea succesivă a lanţurilor de amiloză şi amilopectină se formează granulele de amidon. Amidonul reprezintă principala substanţă de rezervă. Granulele de amidon au diametrul de aproximativ 100 μm, au un hil excentric şi lamele ce reprezintă straturile suprapuse. Conţinutul maxim de amidon se află în celulele din apropierea fasciculelor vasculare.

Granulele de amidon se biosintetizează în amiloplaste. După Gruber ş.a. (1972), granulele sunt alcătuite dintr-un nucleu de amiloză, înconjurat de straturi de amilopectină. Gallant ş.a. (1972) consideră că granulele sunt alcătuite din unităţi submicroscopice radiare, în timp ce ipotezele mai vechi susţin structura concentrică.

Activitatea zaharozo sintetazei, enzima care catalizează biodegradarea zaharozei, este scăzută în tuberculii mici, creşte rapid realizând un maximum, după care descreşte până la sfârşitul perioadei de vegetaţie (Pressey, 1969). Activitatea invertazei prezintă însă o diminuare pe tot parcursul perioadei de creştere şi maturare a tuberculilor.

Pirofosforilaza se află în stroma amiloplastelor din tuberculii tineri şi în citoplasma din vecinătatea acestora în tuberculii maturi (Brisson ş.a., 1989). Activitatea ADP-glucozo pirofosforilazei este scăzută, în timp ce activitatea UDP-glucozo pirofosforilazei din citoplasmă este mai intensă (Tsay şi Kico, 1980).

Principala proteină din tuberculii de cartofi este patatina, care este codificată de o familie de gene din cromozomul 8 (Ganall ş.a., 1991). Kim ş.a. (1994) au constatat că gena patatinei are două clase, expresia genei clasa I este specifică tuberculului, dar poate fi indusă şi în frunze de către zaharoză, iar expresia genei de clasa a II-a se manifestă în principal în vârful rădăcinii.

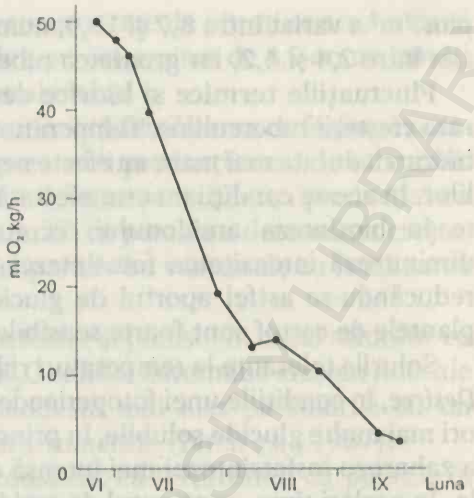

Fig. 15.5. Intensitatea respiraţiei tuberculilor din soiul *Majestic*, la diferite grade de maturitate (Burton, 1982)

Intensitatea procesului de respiraţie a tuberculilor are valoarea maximă imediat după formarea lor. Pe parcursul perioadei de creştere şi maturare, intensitatea acestui proces scade de aproximativ 10 ori (*Fig. 15.5.*). Tuberculii tineri se caracterizează prin prezenţa respiraţiei cianidin sensibile, în timp ce la tuberculii cu maturitatea depăşită s-a constatat apariţia ciclului respirator alternativ, cianidin intensiv, în care energia se elimină în totalitate sub formă de căldură. Flavoproteina care scurtcircuitează transportul electronilor prin lanţul citocromic are greutatea moleculară de 36 kDa şi se sintetizează numai în mitocondriile cu maturitatea avansată.

Acumularea substanţelor de rezervă în tuberculi determină creşterea masei acestora şi, respectiv, a producţiei. Ivins şi Bremner (1964) au constatat că dinamica creşterii producţiei de tuberculi se prezintă sub forma unei curbe sigmoide. Creşterile sunt reduse în prima etapă de formare a tuberculilor, după care se intensifică, creşterea devenind liniară. În etapa finală, ritmul de creştere al producţiei de tuberculi scade.

Caracteristicile de soi constituie un factor important în realizarea producţiilor mari de cartof. Acestea sunt determinate de densitatea tulpinilor, numărul de tuberculi pe tulpini şi de greutatea medie a tuberculilor. De la Morena ş.a. (1994) au urmărit comportarea în cultură a 4 soiuri de cartof (*Claustar, Red Pontiac, Spunta* şi *Turia*) şi au constatat că producţia a variat între 35,5 şi 48,8 t/ha, numărul de tul-

pini /m^2 a variat între 8,7 şi 15,9, numărul de tuberculi/tulpină a variat între 2,4 şi 4,2, iar greutatea tuberculilor între 90,6 şi 113,7 g.

Fluctuaţiile termice şi hidrice de scurtă durată nu influenţează rata creşterii tuberculilor. Temperaturile ce depăşesc 30 °C şi stresul hidric cu durata mai mare au efecte negative asupra creşterii tuberculilor. În aceste condiţii nu este afectată activitatea enzimelor implicate în biosinteza amidonului, ci creşte rezistenţa stomatelor şi diminuează intensitatea fotosintezei (Moorby şi Milthrope, 1978), reducându-se astfel aportul de glucide spre tuberculi. În general, plantele de cartof sunt foarte sensibile la stresul hidric tardiv.

Soiurile tolerante la temperaturi ridicate (38/25 °C), aşa cum este *Desiree*, în condiţiile unei fotoperioade de 14 ore, acumulează de 4–5 ori mai multe glucide solubile, în principal zaharoză şi au o activitate a zaharozo fosfatsintazei mai intensă comparativ cu soiurile sensibile. În acelaşi timp, conţinutul de amidon acumulat este de 2 ori mai mic şi transportul asimilatelor mai scăzut comparativ cu al soiurilor sensibile (Basu şi Minhas, 1991).

În cazul stresului termic redus (85 % apă în frunze) se sintetizează o proteină denumită cdsp 34 (*chloroplastic drought-induced stress protein*), cu greutatea moleculară de 34 kDa. Aceasta este o proteină extrinsecă, localizată în stroma tilacoidelor, care este implicată în creşterea toleranţei cloroplastelor la deshidratare (Pruvot ş.a., 1996).

Recolta de tuberculi este dependentă de **cantitatea de radiaţii luminoase** interceptate, de conversia acestora în substanţă uscată şi de repartizarea ei între masa vegetativă şi tuberculi.

Cu cât suprafaţa foliară este mai mare, cu atât se interceptează mai multe radiaţii, iniţierea tuberculilor este mai rapidă, ritmul de depozitare a asimilatelor este mai intens şi producţia mai mare.

Fertilizarea cu îngrăşăminte azotate determină creşteri vegetative intense şi o suprafaţă foliară mai mare. Aceasta întârzie însă creşterea tuberculilor în etapele iniţiale, printr-o corelaţie trofică negativă. În etapa următoare, suprafaţa foliară mare realizată menţine un ritm ridicat de creştere a tuberculilor o perioadă mai lungă de timp.

Fertilizarea cu azot influenţează nu numai creşterile vegetative, ci şi acumularea nitraţilor în tuberculi. Aplicarea a 720 kg N/ha a determinat acumularea în tuberculi a unei cantităţi de nitraţi variind între 50 şi 131 ppm, în timp ce la martorul nefertilizat s-au determinat doar 25–36 ppm (Carter şi Bosma, 1974). Determinările efectuate de

autori au precizat că cea mai mare cantitate de nitraţi se acumulează în ţesuturile conducătoare, unde s-au determinat de 4,9 ori mai mulţi nitraţi comparativ cu parenchimul intern.

Westermann ş.a. (1994) consideră că fertilizarea cu fosfor şi potasiu este esenţială pentru realizarea unei producţii mari de tuberculi. Fertilizarea unilaterală cu azot a determinat scăderea producţiei cu 336 kg/ha, iar fertilizarea unilaterală cu potasiu a determinat creşterea producţiei cu 448 kg/ha comparativ cu variantele cu fertilizarea complexă.

Aplicarea îngrăşămintelor cu fosfor şi potasiu în cazul solurilor cu peste 160 ppm P_2O_5 şi 70 ppm K_2O solubil determină creşteri mici ale producţiei. Eficienţa lor se manifestă mai ales pe solurile cu un conţinut redus în aceste elemente minerale (Birch ş.a., 1967).

Tao şi Tibbitts (1991) au constatat că fertilizarea cu potasiu în doze de 0,55–6,44 meq/l nu a influenţat procesul de fotosinteză. Acumularea acestui element a crescut cu 60 % o dată cu doza aplicată, iar acumularea calciului şi a magneziului a scăzut.

Tratamentele cu substanţe reglatoare de creştere constituie un procedeu modern de stimulare a creşterii producţiei. Bandara ş.a. (1994) au constatat că paclobutrazolul (300 mg/l) şi metil jasmonatul (10-7 M) aproape au dublat numărul de tuberculi pe plantă. Kinetina nu a avut efect asupra numărului de tuberculi.

Infectarea rădăcinilor cu ciuperci micoritice din genul *Glomus* (*G. dimorphicum, G. intraradices, G. fasciculatum*) îmbunătăţeşte nutriţia cu fosfor a plantelor de cartof, stimulează creşterea dimensiunii frunzelor şi sporirea producţiei de tuberculi cu 23 % (McQrthur ş.a., 1944).

Creşterea densităţii de plantare peste nivelul optim determină creşterea indicelui suprafeţei foliare şi reduce masa medie a tuberculilor la recoltare (Sharpe şi Dent, 1968) . Numărul tuberculilor cu dimensiuni mari de pe unitatea de suprafaţă rămâne constant, dar scade masa tuberculilor mici.

Tuberculii de cartof cu o calitate corespunzătoare se pot obţine, după Moorby şi Milthrope (1978), în cazul unei densităţi de 85 000–90 000 cuiburi/ha.

Producţia medie de tuberculi este de 13,4 t/ha, dar poate să ajungă până la un record de 95 t/ha (Milthrope şi Moorby, 1974).

Calitatea tuberculilor este dependentă de condiţiile agropedoclimatice în care s-au format.

După Souci, Fachman şi Kraut (1981), compoziţia chimică a tuberculilor de cartof variază în următoarele limite:15,0–20,9 % glucide, 1,6–2,8 % proteine, 0,04–0,17 % lipide, 0,60–1,30 % substanţe minerale, 0,30–0,90 % celuloză, 10,0–20,0 mg/100 g acid ascorbic, 0,14–0,26 % acid citric şi 0,08–0,10 % acid malic.

Valoarea energetică a 100 g parte edibilă este de 361, 54 kJ, din care 321,10 kJ provin din glucide, 32,16 kJ din proteine şi 4,28 kJ provin din lipide.

Tuberculii de cartof acumulează şi saponine, aşa cum sunt solanina şi α-chaconina, care au rol în apărarea pasivă la atacul patogen.

Tuberculii de cartof trataţi cu elicitori sau care au fost atacaţi de nematozi biosintetizează sesquiterpane: rishitină, lubimină şi solavetivonă, care au un efect toxic asupra agenţilor patogeni. Cantitatea acumulată după 4 zile variază între 5 şi 101 μg/g substanţă proaspătă (Desjardins ş.a., 1995). După Friedman şi Dao (1992), conţinutul în α-chaconină al tuberculilor de cartof variază între 1,17 şi 13,5 mg/100 g, iar cel de α-solanină între 0,58 şi 5,9 mg/100 g. Variaţia conţinutului în solanină şi chaconină a diferitelor organe ale plantelor de cartofi din soiul nou NDA 1725 a fost următoarea: 14,7 mg/100 g subst. proaspătă în tuberculi, 32,0 mg/100 g în tulpinile principale, 45,6 mg/100 g în tulpinile secundare, 86,0 mg/100 g în rădăcini, 145 mg/100 g în frunze şi 997 mg/100 g în muguri.

Friedman (1997) a determinat conţinutul în compuşi fenolici al tuberculilor de cartofi şi a constatat că aceştia se acumulează în cantitate mare în ţesuturile exterioare. Principalul compus fenolic l-a reprezentat acidul clorogenic şi izomerii acestuia. Determinările efectuate au evidenţiat următoarea repartiţie a acidului clorogenic în plantele de cartof: 754 mg/100 g substanţă proaspătă în muguri, 224 mg/100 g în frunze, 26 mg/100 g în rădăcini şi 17 mg/100 g în tuberculi.

15.4. Repausul vegetativ

Pe parcursul procesului de creştere a tuberculilor de cartof nu există o perioadă de dormanţă propriu-zisă, ci o inhibiţie corelativă. După recoltare, tuberculii intră într-o perioadă de dormanţă (repaus vegetativ), respectiv într-o endodormanţă, care este determinată de factorii genetici. Freyre ş.a. (1994) au identificat 6 locusuri QTL (*quantitativ trait locus*), pentru dormanţă în cromozomii 2, 3, 4, 5, 7 şi 8. Cel mai mare efect a fost identificat în cromozomul 7. Tuan şi

Bonner (1969) consideră că în timpul repausului genele sunt represate. Ca urmare, este blocată sinteza de ARNm ce codifică enzimele care catalizează biosinteza substanţelor hormonale de creştere.

Milborow (1967) consideră că acidul abscisic reprezintă cel mai important hormon care induce endodormanţa, în timp ce giberelinele au un efect contrar.

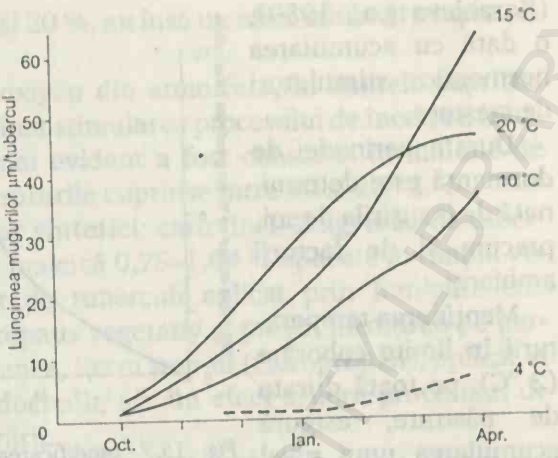

Fig. 15.6. Lungimea mugurilor apicali la tuberculii din soiul *Arran Pilot* păstrat la patru temperaturi (Sadler, 1961)

După Dilley (1967), influenţa hormonilor este dată de modificarea balanţei dintre substanţele stimulatoare şi a celor inhibitoare de creştere. Modificarea acestei balanţe se poate datora lipsei unor substanţe hormonale, prezenţei în exces a altora sau modificării simultane a concentraţiei ambelor grupe de substanţe.

Burton (1982) consideră că acidul abscisic este biosintetizat în plante şi este translocat în tuberculi înainte de recoltare. Din acest considerent se susţine că tăvălugirea plantelor înainte de recoltare determină translocarea mai rapidă a acidului abscisic în tuberculi, ceea ce induce un repaus profund, corelat cu inhibarea procesului de încolţire, pe parcursul perioadei de păstrare.

Bruisma şi Swart (1970) au introdus noţiunea de *intensitatea repausului*. Pentru determinarea acestui indicator s-au utilizat jumătăţi de tuberculi, care au fost imersate într-o soluţie de gibereline cu concentraţia de 1–5 ppm , după care au fost aşezate pe nisip umectat şi expuse la temperatura de 20 °C şi la umiditatea relativă a aerului de 0 %, timp de 20 de zile. Intensitatea repausului s-a apreciat prin numărul şi lungimea colţilor formaţi. Pe baza rezultatelor obţinute, Bruisma şi Swart au clasificat 30 de soiuri de cartof, în 4 grupe, în funcţie de intensitatea repausului.

Ieşirea din repaus a tuberculilor este însoţită de modificarea balanţei hormonale, în favoarea celor stimulatori de creştere. Conţinutul în acid abscisic scade treptat în perioada de ieşire din repaus

(Korableva ş.a., 1980), o dată cu acumularea hormonilor stimulatori de creştere.

Durata perioadei de dormanţă este determinată de însuşirile de soi, precum şi de factorii ambianţi.

Menţinerea temperaturii în limite coborâte (2 °C), pe toată durata de păstrare, asigură acumularea unui nivel ridicat de acid abscisic în tuberculi, corelat cu o perioadă lungă de dormanţă (Coleman şi King, 1984). Sadler (1961) a constatat că intensitatea creşterii colţilor la tuberculii depozitaţi sporeşte cu temperatura în limitele 4–15 °C. La 20 °C se înregistrează o diminuare a intensităţii acestui proces, începând cu luna ianuarie (*Fig. 15. 6.*). Modificarea sezonieră a capacităţii de încolţire a tuberculilor de cartof, soiul *Bintje*, este prezentată în *figura 15.7.*, cea mai mare capacitate de încolţire constatându-se în lunile iunie–august.

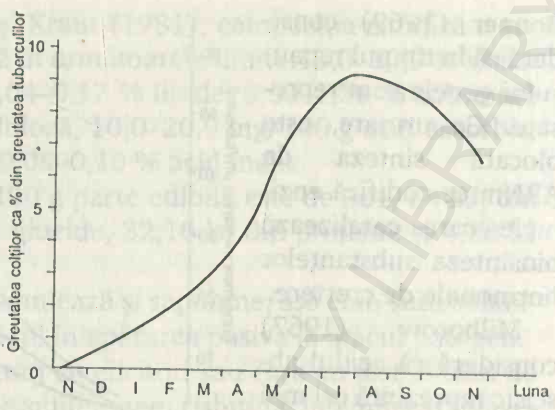

Fig. 15.7. Modificarea sezonieră a capacităţii de încolţire la soiul *Bintje* (Kryte, 1962)

La aceeaşi temperatură de păstrare, durata perioadei de dormanţă variază în limite mari, în funcţie de soi. Astfel, la temperatura de 25 °C şi 85 % umiditate relativă a aerului, perioada de dormanţă la 35 de soiuri de cartof cultivaţi în America variază între 5 şi 9 săptămâni. Prin păstrarea la 10 °C şi 85 % umiditate relativă se prelungeşte perioada de repaus la 7–41 săptămâni (Wright şi Witeman, 1949).

Umiditatea relativă a aerului stimulează ieşirea din repausul vegetativ, dar efectul acesteia este mai redus comparativ cu al celorlalţi factori.

Compoziţia atmosferei din spaţiile de păstrare, prin conţinutul de oxigen şi de dioxid de carbon, influenţează durata perioadei de repaus. După Burton (1982), concentraţiile de dioxid de carbon cuprinse între 2,2 şi 9,1 % stimulează întreruperea repausului vegetativ. Efectul cel mai evident a fost constatat la concentraţiile cuprinse între 2 şi 4 % dioxid de carbon. Concentraţiile mai mari de dioxid de

carbon, cuprinse între 15 şi 20 %, au însă un efect inhibant asupra repausului vegetativ.

Conţinutul scăzut de oxigen din atmosferă, în limitele cuprinse între 2 şi 10 %, au determinat stimularea procesului de încolţire (Burton, 1966). Efectul cel mai evident a fost constatat în limitele de 2–4 % oxigen şi la temperaturile cuprinse între 10 şi 20 °C.

Aplicarea inhibitorilor sintetici: cartofin 1–2 kg/tona de tuberculi depozitaţi, hidrazidă maleică 0,75–1,04 % aplicată în timpul vegetaţiei, Luxan 20 ml/t de tuberculi aplicat prin fumigare etc. prelungesc perioada de repaus vegetativ şi previn încolţirea pe parcursul păstrării. De asemenea, Kerm stop-ul (cloropropan), aplicat în cantitate de 1 kg/t de tuberculi, are un efect asupra procesului de încolţire, pe durata păstrării.

Tratamentele cu radiaţii γ au efecte diferite asupra repausului vegetativ, în funcţie de doza care se aplică. Patzold şi Weis (1957), tratând tuberculi cu radiaţii γ, au constatat că dozele de până la 1 krad au stimulat încolţirea acestora. La doze de peste 6 krad încolţirea tuberculilor nu a mai avut loc.

Cercetările efectuate de Niculescu şi Burzo (1984) au scos în evidenţă că după 4 luni de păstrare a tuberculilor la temperaturile cuprinse între 15 şi 20 °C, cele mai bune rezultate s-au obţinut la varianta iradiată cu 12 krad, la care efectul de inhibare a încolţirii a fost cel mai evident. La variantele tratate cu doze cuprinse între 4 şi 12 krad, păstrate la 4 °C, după 6 luni, nu s-au constatat diferenţe semnificative.

După datele Agenţiei Internaţionale pentru Energie Atomică (1968), rezultă că păstrarea de scurtă durată a tuberculilor de cartof (3–4 luni) se poate realiza la temperatura de 10 °C, în cazul iradierii cu 5 krad, pierderile nedepăşind 5 %.

15.5. Fiziologia postrecoltă a tuberculilor

După recoltarea tuberculilor, procesele fiziologice continuă: procesele de biodegradare se intensifică, în timp ce procesele de biosinteză diminuează ca intensitate.

Pe durata proceselor de recoltare, transport, manipulare şi depozitare a tuberculilor de cartof se produce lezarea acestora. Koda şi Kikuta (1994) au constatat că lezarea ţesuturilor determină sinteza acidului jasmonic, care realizează după 4 ore un maximum de 450 ng/g subst. proaspătă. Oba ş.a. (1994) au constatat că lezarea celule-

lor stimulează sinteza acidului ascorbic, care are o creştere de 40 % în 3 ore. În acest proces de sinteză este implicată enzima L-galacto-gama lactono-dehidrogenază identificată în mitocondrii.

În perioada ce urmează după recoltare se produce cicatrizarea rănilor, prin suberificare. Acest proces se desfăşoară într-un ritm mai rapid, la temperatura de 21–35 °C.

Observaţiile efectuate au pus în evidenţă faptul că amidonul din celule este hidrolizat, iar acestea se impregnează cu suberină care este un polimer insolubil ce conţine compuşi alifatici. Procesul de suberificare implică participarea a două gene care codifică sinteza a două izoenzime activate de ionii de cobalt şi mangan (3-deoxi-D-arabino heptulozonat-7-fosfat sintază), care participă la ciclul shikimat (Muday şi Herrmann, 1992). Aceste izoenzime se biosintetizează în prezenţa poliribozomilor din citoplasmă. Încă din anul 1982, Tripathi şi Kahl au constatat că în procesul de suberificare este implicat un nou ARNm.

Suberina este un amestec complex de acizi graşi cu lanţul lung ($C_{16} - C_{18}$), acizi hidroxilaţi, acizi dicarboxilici, alcooli cu lanţul lung şi conţine o cantitate mai mare de acizi fenolici. Aceste substanţe se depun la interiorul pereţilor celulari şi în afara membranelor plasmatice (Kolattukudy, 1984). Acest proces este însoţit de formarea de peroxizi (Espelie ş.a., 1986), de creşterea activităţii enzimei fenilalaninamoniuliază (Smith şi Rubery, 1981), a corismat mutazei (Kieroki şi Conn, 1988) şi a fenolazei (Rhodes şi Wooltorton, 1978).

După Stark ş.a. (1994), suberizarea este iniţiată după 4 zile de la lezarea ţesuturilor, când se depun grupări aromatice şi lanţuri alifatice scurte, iar după 7–14 zile se depun şi molecule cu lanţurile mai lungi.

Principalii factori care influenţează procesul de suberificare sunt următorii:

- gradul de maturare mai avansat care grăbeşte suberificarea;
- prelungirea perioadei de păstrare, care reduce ritmul de suberificare a rănilor;
- temperatura ridicată intensifică acest proces. Astfel, la temperatura de 5 °C cicatrizarea se realizează în 3–6 săptămâni, la 10 °C în 1–2 săptămâni, iar la temperatura de 20 °C, în 3–6 zile (Wiggington, 1974). Temperaturile ce depăşesc 35 °C inhibă procesul de suberificare (Thomas, 1982);
- umiditatea relativă scăzută determină deshidratarea ţesuturilor, întârziind procesul de suberificare, în timp ce umiditatea ridicată

determină proliferarea celulelor de pe suprafeţele lezate (Lange, 1970). La temperatura de 20 °C, ritmul procesului de suberificare nu prezintă diferenţe la umiditatea relativă cuprinsă între 70 şi 100 %. La umiditatea relativă de 52 %, procesul de suberificare este inhibat, iar la 30 % încetează (Wigginton, 1974);

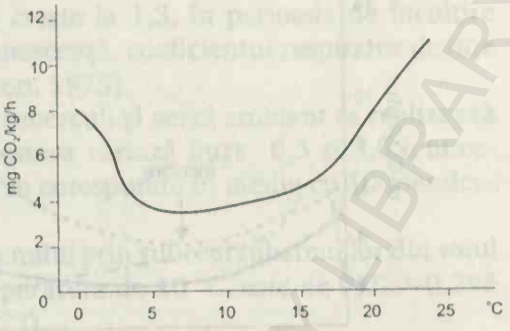

Fig. 15.8. Variaţia intensităţii procesului de respiraţie a tuberculilor la cinci niveluri de temperatură (Burton, 1966)

- compoziţia atmosferei influenţează procesul de suberificare în sensul că la 1 % oxigen, acest proces este blocat, în timp ce la 10 %, este intens;
- acidul abscisic stimulează procesul de suberificare, în timp ce auxina şi citochininele îl inhibă (Soliday ş.a., 1978). Acidul abscisic stimulează activitatea enzimei fenilalaninamoniu liază şi a unei izoenzime a peroxidazelor, care par a fi implicate în acest proces.

Procesul de respiraţie reprezintă cel mai important proces care se desfăşoară pe parcursul perioadei de păstrare. Determinările efectuate de Burzo (1986) au evidenţiat că intensitatea acestui proces variază în funcţie de temperatură, în următoarele limite: 1,8 mg CO_2/kg/h la 0 °C, 4,9 mg la 5 °C, 7,8 mg la 10 °C, 13,6 mg la 15 °C şi 19,1 mg CO_2/kg/h la temperatura de 20 °C.

Determinarea intensităţii procesului de respiraţie după păstrarea tuberculilor la temperaturi coborâte o perioadă mai îndelungată de timp evidenţiază apariţia unei dereglări fiziologice, care se manifestă prin intensificarea acestui proces, la temperaturi situate sub 5 °C (*Fig. 15.8.*). Astfel, Burton (1974) a constatat că intensitatea procesului de respiraţie a tuberculilor păstraţi la temperatura de 2 °C este mai mare în primele 4 luni de păstrare comparativ cu cea determinată la 10 °C (*Fig.15.9.*). Se remarcă, de asemenea, faptul că intensitatea procesului de respiraţie scade pe parcursul perioadei de păstrare, pentru ca după ieşirea din repaus să crească de 4–5 ori.

Produşii finali ai procesului de respiraţie sunt energia, dioxidul de carbon şi apa endogenă. Pentru fiecare gram de glucide utilizate în

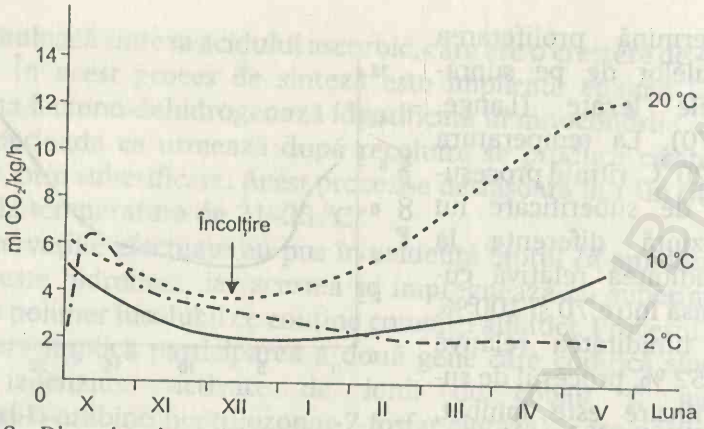

Fig. 15.9. Dinamica intensităţii procesului de respiraţie pe durata păstrării tuberculilor la trei niveluri de temperatură (Burton, 1974)

procesul de respiraţie se produc 16,9 kJ energie, din care aproximativ 60 % se degajă sub formă de căldură.

Căldura produsă de tuberculii de cartof în procesul de respiraţie variază între 0,8 şi 2,5 MJ/t/24 ore la temperatura de 0 °C, 1,0–3,8 MJ la 5 °C, 1,5–1,9 MJ la 10 °C, 1,7–3,1 MJ la 15 °C şi 2,1–3,8 MJ/t/24 ore la 20 °C.

În paralel cu respiraţia aerobă, cianidin sensibilă, în tuberculi se desfăşoară şi respiraţia alternativă, cianidin intensivă, în care electronii sunt transportaţi de ubicinonă la o flavoproteină terminală. Aceasta îi cedează oxigenului care se activează, formând cu protonii apa de respiraţie. Ordentlich ş.a. (1991) au constatat că din cauza că transportul electronilor prin lanţul de citocromi este întrerupt la nivelul ubichinonei, transportul protonilor prin pompa de protoni şi procesul de fosforilare nu mai are loc. În acest caz, nu se mai produce energie biochimică (ATP), iar energia produsă în respiraţie este eliminată sub formă de căldură. Iniţial s-a considerat că acest proces se desfăşoară în paralel cu respiraţia cianidin sensibilă. Theologis şi Laties (1978) au apreciat că acest tip de respiraţie are loc numai când citocromii sunt saturaţi, pentru ca în prezent să se aprecieze că etilena reprezintă factorul cauzal care determină trecerea de la respiraţia cianidin sensibilă la cea cianidin intensivă.

Intensitatea respiraţiei cianidin intensive este mai mare la tuberculii cu un grad mai avansat de maturitate şi la cei care prezintă leziuni la temperaturi coborâte.

Coeficientul respirator variază între 0,8 şi 0,9, în primele etape de păstrare a tuberculilor şi creşte la 1,3, în perioada de încolţire (Burton, 1974). În faza de senescenţă, coeficientul respirator devine subunitar (Isherwood şi Burton, 1975).

Schimbul de gaze dintre tuberculi şi aerul ambiant se realizează prin lenticele. Densitatea acestora variază între 0,5 şi 3,0 lenticele/cm^2 (Burton, 1966), ceea ce corespunde în medie cu 100 lenticele/tubercul.

Viteza de difuziune a oxigenului prin suberul tuberculilor din soiul *King Edward*, păstraţi la temperatura de 10 °C, este de 0,029–0,296 cm^3/h/atm (Wiggington, 1973).

După Burton, 1982, difuzia oxigenului poate fi estimată la următoarele valori:

- la tuberculii imaturi, proaspăt recoltaţi: 8×10^{-4} cm^3/cm^2/h/ /mbar;
- la tuberculii maturi, proaspăt recoltaţi: $2,5 \times 10^{-4}$ cm^3/cm^2/h/ /mbar;
- la tuberculii maturi păstraţi: $1,8 \times 10^{-4}$ cm^3/cm^2/h/mbar.

Viteza de difuzie a dioxidului de carbon prin ţesuturile tuberculilor de cartof este estimată de Burton (1982) la $7–9 \times 10^{-5}$ cm^3/kg/mbar.

Spaţiile intercelulare din tuberculii de cartof opun o rezistenţă mică la difuzia gazelor, cu excepţia fazei de senescenţă, când aceste spaţii sunt umplute cu suc celular.

În condiţii de ventilaţie insuficientă, dioxidul de carbon se poate acumula în ţesuturile tuberculilor. Concentraţiile de 3,5–7,5 % au un efect inhibitor asupra procesului de respiraţie, iar concentraţiile mai mari conduc la apariţia dereglării fiziologice cunoscute sub denumirea de "inimă neagră" (*black heart*).

Oxigenul din tuberculii de cartof este consumat în procesul de respiraţie, într-un ritm cu atât mai intens, cu cât este mai ridicată temperatura ambiantă. După Burton (1982), tuberculii din soiul *Arran Consul*, cu masa de 105 g, conţin în spaţiile intercelulare din zona centrală 19,4 % O_2 la temperatura de 5 °C, 15,6 % O_2 la 10 °C, 16,9 % O_2 la 15 °C, 14,2 % O_2 la 20 °C şi 11,5 % O_2 la temperatura de 25 °C.

Intensitatea **procesului de transpiraţie** variază în limite largi în funcţie de soi, gradul de maturitate, temperatură, umiditatea relativă a atmosferei etc. În general, intensitatea acestui proces are valoarea maximă la recoltare şi scade pe parcursul păstrării tuberculilor, dato-

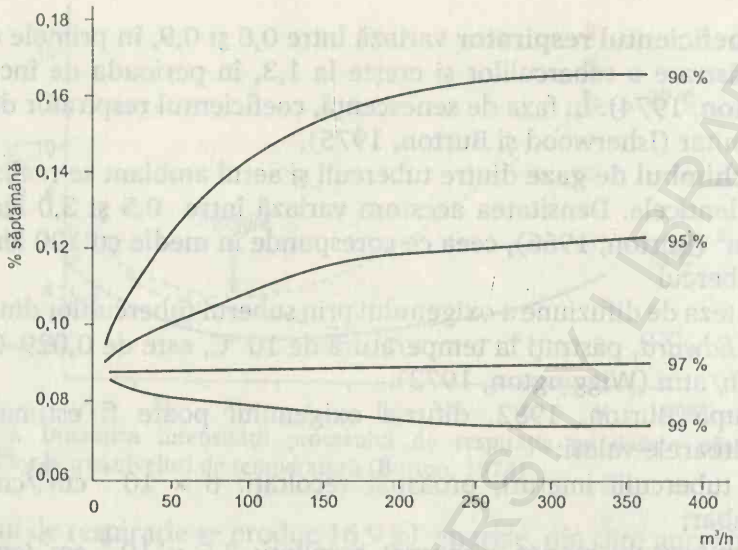

Fig. 15.10. Pierderile săptămânale în greutate a tuberculilor depozitaţi în condiţii diferite de ventilaţie şi umiditate a aerului (Hunter, 1985)

rită încetării aprovizionării cu apă şi a concentrării sucului celular. După Burton (1983), intensitatea procesului de transpiraţie la tuberculii nematuraţi, din soiul *King Edward*, variază între 0,1 şi 0,3 %/zi/mbar, iar la cei maturaţi este de 0,01 %/zi/mbar , la temperatura de 10 °C şi la umiditatea relativă a aerului de 83%.

Pierderile în greutate datorate desfăşurării procesului de transpiraţie sunt mai mari în primele zile după recoltare şi în cazul tuberculilor cu dimensiuni mai mici, care la aceeaşi unitate de masă au o suprafaţă mai mare de schimb.

Umiditatea relativă a aerului este factorul prioritar care influenţează procesul de transpiraţie. Din datele obţinute de Hunter (1985), prezentate în *figura 15.10.*, rezulta că viteza de circulaţie a aerului din spaţiile de păstrare are un efect mai mic în cazul umidităţii relative ridicate a atmosferei. Pe măsură ce umiditatea relativă scade, creşterea vitezei de circulaţie a aerului intensifică procesul de transpiraţie a tuberculilor de cartof.

Continuarea proceselor fiziologo-biochimice caracteristice şi pe parcursul perioadei de păstrare a tuberculilor determină modificarea compoziţiei chimice a acestora.

Conţinutul în glucoză, fructoză şi zaharoză al tuberculilor păstraţi la temperatura de 4 °C se menţine relativ constant, pe seama hidroli-

zei amidonului sau scade uşor, ca urmare a utilizării în procesul de respiraţie. La temperatura de 20 °C s-a constatat creşterea conţinutului în zaharoză, după 20–30 de săptămâni de păstrare, în timp ce conţinutul în glucoză şi fructoză a diminuat puţin. La temperatura de 0–2 °C tuberculii au prezentat o creştere însemnată a conţinutului în glucoză, fructoză şi zaharoză, pe seama hidrolizei amidonului. Aceasta determină modificarea gustului tuberculilor, ca urmare a îndulcirii lor.

În perioada de încolţire, procesul de hidroliză a amidonului se intensifică, rezultând glucide simple care sunt translocate spre mugurii în creştere. Determinările efectuate de Burton (1982), la 7 soiuri de cartof, au evidenţiat că proporţia de mono- şi diglucide a scăzut pe parcursul perioadei de repaus vegetativ (4–17 săptămâni), în medie de 1,9 ori, iar în timpul intrării în vegetaţie, de 4,5 ori.

Desfăşurarea procesului de respiraţie şi utilizarea glucidelor ca substrat respirator determină scăderea valorii alimentare a acestora. În cazul păstrării tuberculilor la temperatura de 10 °C, valoarea energetică a scăzut cu 0,7–1,2 %/lună.

Conţinutul în proteine din tuberculi scade foarte puţin şi, dintre aminoacizi, numai prolina prezintă o uşoară creştere spre sfârşitul perioadei de păstrare.

Conţinutul în acid ascorbic al tuberculilor de cartof are o diminuare lentă pe parcursul perioadei de păstrare, dar la intrarea în vegetaţie a mugurilor poate să aibă loc biosinteza acestei substanţe.

Pe parcursul perioadei de păstrare a tuberculilor de cartofi se produce extinderea atacului patogen, care determină deprecierea acestora. Tuberculii pot să reducă atacul produs de aceste microorganisme, pe căi pasive, cu ajutorul ţesuturilor de protecţie şi a substanţelor toxice pentru patogen, existente în ţesuturi, sau pe cale activă prin sinteza unor noi ţesuturi de protecţie şi a unor noi substanţe denumite fitoalexine. Sinteza enzimei 3-hidroxi-3-metilglutaril coenzima A reductază este esenţială pentru sinteza fitoalexinelor sesquiterpenoide şi a derivaţilor steroizi (Choi ş.a., 1992).

Acidul arahidonic este un elicitor pentru biosinteza fitoalexinelor de natură terpenică, produse în ciclul mevalonat.

Acidul jasmonic nu poate induce sinteza fitoalexinelor, dar, probabil, metaboliţii formaţi au un rol protector.

15.6. Deprecieri calitative de natură fiziologică ale tuberculilor

Tuberculii de cartof sunt expuşi acţiunii factorilor interni şi externi, atât în câmp, pe parcursul procesului de creştere şi dezvoltare, cât şi în timpul procesului de valorificare. Existenţa acestor factori în afara limitelor optime afectează desfăşurarea proceselor fiziologice şi determină apariţia unor dereglări fiziologice, care pot conduce la trecerea tuberculilor la o calitate inferioară (declasare) sau pierderea valorii lor comerciale.

În funcţie de natura deprecierilor, acestea au fost grupate în modul următor:

- deprecieri calitative datorate desfăşurării normale a proceselor metabolice (transpiraţie, respiraţie) şi care se manifestă prin pierderea turgescenţei, diminuarea valorii alimentare şi încolţire;
- deprecieri calitative datorate dereglării proceselor metabolice sub acţiunea factorilor ambianţi aflaţi în limitele de stres.

Pierderea turgescenţei tuberculilor cauzată de desfăşurarea procesului de transpiraţie poate să conducă la declasarea acestora, însoţită de diminuarea valorii alimentare.

Intensitatea procesului de transpiraţie este influenţată de factori interni ca: numărul de lenticele, gradul de suberificare, de lezare sau de exfoliere a ţesuturilor protectoare, precum şi de factori externi: temperatură, umiditatea relativă a aerului şi viteza curenţilor de aer.

Cele mai mici pierderi prin transpiraţie se realizează în condiţii optime de păstrare şi anume la 4 °C şi 85 % umiditate relativă a aerului.

Intensitatea procesului de transpiraţie este mai mare imediat după recoltare şi scade pe parcursul păstrării. Astfel, la temperatura de 10 °C, pierderile de apă prin transpiraţie au fost de 1,3 % în prima zi, 0,4 % în ziua a doua, 0,1 % în a treia. Când pierderile prin transpiraţie depăşesc 7 % , calitatea comercială a tuberculilor este afectată (Harris, 1992), ca urmare a pierderii turgescenţei.

Scăderea valorii alimentare a tuberculilor se datoreşte desfăşurării proceselor oxidative, în special procesului de respiraţie. Aceasta se manifestă prin scăderea conţinutului în substanţe energetice (glucide, lipide, protide) şi în vitamine.

Procesele de oxidare sunt dependente, în special, de temperatură, conform legii lui van'Hoff. În condiţiile expunerii tuberculilor la temperatura mediului ambiant (20 °C), intensitatea procesului de respi-

raţie este de 19,1 mg CO_2/kg/h. La o asemenea intensitate respiratorie, masa tuberculilor scade zilnic cu 313 g/t, reprezentând glucoza utilizată în acest proces. Aceasta corespunde cu diminuarea valorii energetice cu 5 392 kJ/t/zi.

Menţinerea condiţiilor de păstrare între limitele optime reprezintă principalul factor pentru menţinerea valorii alimentare a tuberculilor.

Încolţirea reprezintă simptomul extern al ieşirii din repausul vegetativ al tuberculilor de cartof, dar care din punct de vedere comercial reprezintă o depreciere calitativă.

Comercializarea tuberculilor încolţiţi este interzisă de standardele de calitate actuale, iar îndepărtarea colţilor determină pierderi cantitative importante. Biodegradarea substanţelor de rezervă şi utilizarea acestora în producerea de energie biochimică pentru creşterea colţilor determină în acelaşi timp scăderea valorii alimentare a tuberculilor.

Prelungirea perioadei de păstrare favorizează ieşirea din repausul vegetativ al tuberculilor. Astfel, tuberculii depozitaţi la 4 °C şi 85 % umiditate relativă au prezentat semne vizibile de încolţire după 110 zile de păstrare.

Prevenirea încolţirii tuberculilor se poate realiza prin menţinerea condiţiilor optime de păstrare, evitarea prelungirii duratei de păstrare, utilizarea substanţelor inhibitoare de creştere (cartofin, hidrazidă maleică, Wondalhid etc.) sau aplicarea de tratamente cu radiaţii gama.

Cavităţile interne (*cuore cavo*) s-au observat la tuberculii cu dimensiuni mari şi se manifestă prin formarea de caverne.

Deprecierea este caracteristică pentru soiurile cu creşterea rapidă şi se manifestă, în special, în perioadele umede şi calde, pe terenurile abundent fertilizate cu îngrăşăminte azotate. În aceste condiţii tuberculii cresc rapid în volum, ţesuturile interne nu reuşesc să urmeze în creştere pe cele externe, cauzând rupturi ale ţesuturilor şi formarea de caverne, care cresc rapid, înconjurându-se cu suber.

Deprecierea reprezintă un viciu ascuns, care poate fi depistat numai prin secţionarea tuberculilor. Datorită faptului că favorizează instalarea ciupercilor parazite, contribuie la creşterea proporţiei de pierderi, pe parcursul perioadei de păstrare.

Crăparea superficială (*growth craking*) se manifestă sub forma unor crăpături suberificate ale peridermei tuberculilor, care conferă un aspect comercial necorespunzător.

Această depreciere calitativă se produce când după o perioadă secetoasă urmează una ploioasă şi călduroasă. Ţesuturile interne ale tuberculilor care au fost afectate mai puţin de secetă, reîncep creşterea, în timp ce ţesuturile externe afectate mai mult, reîncep creşterea cu întârziere. Ca urmare, presiunea internă generată de parenchimul în creştere determină formarea de crăpături ale ţesuturilor externe, care pot ajunge până la parenchimul de depozitare.

Această depreciere calitativă poate fi provocată şi de folosirea neraţională a îngrăşămintelor şi a irigaţiilor.

Crăpăturile nu evoluează în timpul păstrării, dar constituie porţi pentru penetrarea microorganismelor parazite, care produc deprecierea totală a tuberculilor.

Inima neagră (*black heart*) se manifestă frecvent la tuberculii din soiurile timpurii.

Deprecierea se caracterizează prin apariţia unei coloraţii albicioase în centrul tuberculului, care emană un puternic miros de fermentat. Într-o fază mai avansată de depreciere ţesuturile se brunifică, iar autoliza celulelor afectate determină formarea unei caverne centrale.

Deprecierea se manifestă la tuberculii din soiurile timpurii, care după recoltare au rămas întinşi pe sol, expuşi la radiaţiile solare puternice din lunile iulie–august. În aceste condiţii, cantitatea de oxigen care ajunge în centrul tuberculului este mult mai mică în raport cu necesarul pentru desfăşurarea procesului de respiraţie. Ca urmare, în zona centrală a tuberculului se acumulează o cantitate mare de dioxid de carbon, în timp ce oxigenul a fost utilizat în procesul de respiraţie. În aceste condiţii are loc biodegradarea substanţelor de rezervă pe cale anaerobă, proces din care rezultă aldehida acetică şi alcoolul etilic. Acumularea acestor compuşi peste limita de toxicitate (0,03 % şi, respectiv, 0,4 %) determină moartea celulelor şi apariţia simptomelor caracteristice.

Această dereglare fiziologică se poate produce şi în cazul cartofilor depozitaţi în vrac, care sunt insuficient ventilaţi.

Analiza ţesuturilor afectate a evidenţiat că are loc deteriorarea structurii membranelor plasmatice şi distrugerea compartimentării celulare, fapt pus în evidenţă de creşterea conductibilităţii electrice a ţesuturilor de 23 ori comparativ cu cele sănătoase.

Distrugerea compartimentării celulare favorizează contactul dintre enzime şi substrat. Aceasta are drept consecinţă biodegradarea rapidă a glucidelor, scăderea substanţei uscate solubile, iar oxidarea

tirozinei, în prezenţa tirozinazei, are drept urmare formarea tirozin-melaninelor, care conferă culoarea brună a ţesuturilor afectate.

Intensitatea mare a proceselor oxidative este pusă în evidenţă şi de activitatea peroxidazelor, care este de 4,8 ori mai mare şi a polifenoloxidazelor, care este de 68,3 ori mai mare comparativ cu cele determinate în tuberculii sănătoşi.

Observaţiile efectuate la microscopul electronic (Burzo ş.a. 1988) au pus în evidenţă procesul avansat de biodegradare a ultrastructurii celulelor din ţesuturile afectate. Aceasta s-a manifestat prin alterarea structurii pereţilor celulari, ruperea plasmalemei şi a tonoplastului, rarefierea matricei citoplasmatice, alterarea structurii organitelor celulare şi în final dispariţia lor. Structura granulelor de amidon este alterată în urma acţiunii amilazelor, în vacuole se acumulează formaţiuni electron dense granulare, probabil, tirozin-melaninele, iar intensificarea procesului de autoliză determină formarea de caverne.

Stevens şi Davelaar (1996) au constatat că brunificarea rezultă în urma reacţiilor dintre proteine şi chinonele formate prin oxidarea fenolilor (acid clorogenic, acid quinic), în prezenţa polifenoloxidazei.

Prevenirea acestei deprecieri de natură fiziologică se realizează prin evitarea expunerii tuberculilor din soiurile timpurii la temperaturi ridicate şi asigurarea unei ventilaţii corespunzătoare în cazul depozitării cartofilor în vrac.

Înverzirea este o depreciere care determină excluderea tuberculilor de la consum.

Apariţia acestei deprecieri calitative este o consecinţă a expunerii tuberculilor la lumină, în timpul creşterii şi maturării, a manipulării sau a depozitării. Conţinutul de clorofilă care se acumulează este dependent de intensitatea luminii şi de durata de acţiune şi este în medie de 5,5 mg/g ţesut. Zhu Yu ş.a. (1984) au precizat că transformarea amiloplastelor în cloroplaste are loc după 1 zi de expunere a tuberculilor la lumină cu intensitatea de 3 000 lx, pentru ca în 21 de zile să se acumuleze circa 15 μg clorofilă/g substanţă proaspătă (*Fig. 15.11.*). Ţesuturile înverzite obţin un gust anormal, datorită acumulării unor alcaloizi, de exemplu a solaninei şi chaconinei, care sunt toxici pentru om şi pentru animale.

Prevenirea apariţiei înverzirii se poate realiza printr-o bună muşuroire şi evitarea staţionării tuberculilor în câmp, pe rampe sau pe platforme de sortare.

Arsura (*sunscald*) produsă de razele soarelui este o depreciere calitativă mai puţin răspândită. A fost identificată la tuberculii din soiurile timpurii, care au straturi subţiri de suber şi care au fost expuse la radiaţii solare directe.

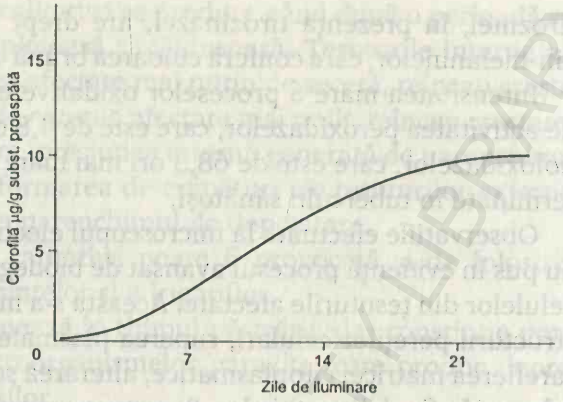

Fig. 15.11. Dinamica acumulării clorofilei în tuberculii de cartof expuşi la lumină (Zhu ş.a., 1984)

Căldura radiaţiilor solare determină coagularea citoplasmei din zonele expuse, ţesuturile se înmoaie, se formează umflături sub forma unor bule, care sunt rapid înlocuite de zone depresate.

Culoarea normală a ţesuturilor se modifică repede în brun şi apoi în negru. Zonele lezate sunt uşor invadate de microorganismele parazite, care le depreciază complet.

De multe ori simptomele apar după câteva zile şi din această cauză tuberculii afectaţi pot ajunge în depozite, unde favorizează formarea unor cuiburi de atac.

Proliferarea lenticelelor (*lenticellosi*) se manifestă la tuberculii umezi, păstraţi în vrac. În aceste condiţii, lenticelele proliferează deasupra peridermei, formând pustule pulverulente, albicioase (Ottone, 1948). Proliferarea lenticelelor poate fi considerată mai mult ca un defect "de frumuseţe" decât o boală.

În condiţii de mediu uscat, tuberculii nu dau naştere la alte deteriorări, dar lăsaţi în mediu umed, pustulele pot fi invadate de microorganisme care îi depreciază.

Brunificări difuze se manifestă la tuberculii care au fost expuşi la lovituri sau presiuni.

În zonele externe ale parenchimului de depozitare şi în apropierea ţesutului conducător apar pete difuze gri, brune sau negre, a căror prezenţă nu poate fi remarcată de la exterior.

Mecanismul de producere a acestor deprecieri nu este bine precizat, dar se presupune că sunt afectate membranele plasmatice, ceea ce favorizează contactul dintre tirozinaze şi fenoloxidaze, cu substratul de natură fenolică, formarea melaninelor şi pierderea apei din ce-

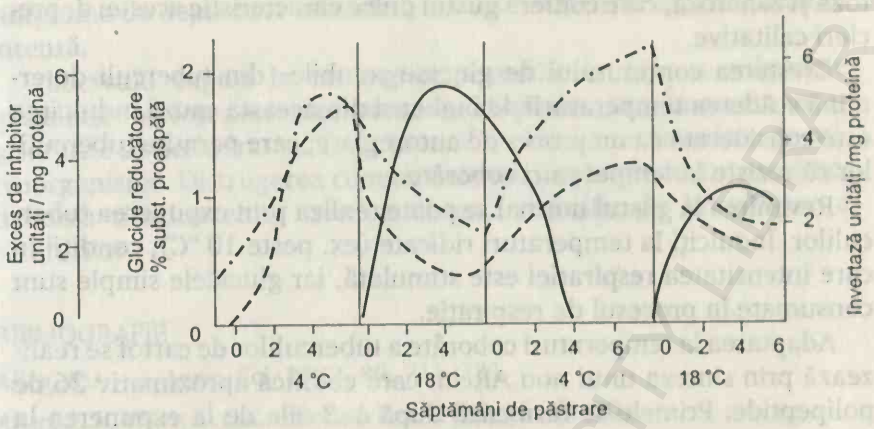

Fig. 15.12. Dinamica glucidelor solubile, a activităţii invertazei şi a inhibitorului invertazei în timpul păstrării tuberculilor de cartof la două temperaturi (Pressey şi Shaw, 1966)

lule. Sub celulele lezate se formează un strat de suber, care le izolează de ţesuturile sănătoase.

Brunificările difuze reprezintă vicii ascunse, tuberculii afectaţi neputând fi eliminaţi de la comercializare.

Îndulcirea reprezintă o depreciere calitativă caracterizată prin apariţia unui gust dulce, anormal.

Deprecierea se produce în cazul păstrării tuberculilor timp de 3–5 săptămâni la temperaturi cuprinse între 0 şi 3 °C, gradul de îndulcire variind în funcţie de nivelul temperaturii şi de durata de expunere.

În condiţii normale de temperatură (circa 4 °C), amidonul din tuberculi este hidrolizat cu formarea de glucoză, care este utilizată în procesul de respiraţie. Temperaturile cuprinse între 0 şi 3 °C reduc intensitatea procesului de respiraţie, din cauză că activitatea enzimei fosfofructokinază diminuează la aceste temperaturi (Claasen ş.a., 1991), în timp ce biodegradarea amidonului se desfăşoară în ritm normal. O parte din glucoza care nu a fost utilizată în procesul de respiraţie este izomerizată în fructoză, care împreună cu glucoza sunt folosite în sinteza zaharozei. Pressey şi Shaw (1966) au constatat că la temperaturi coborâte este stimulată activitatea invertazei şi acumularea glucidelor solubile, în timp ce la temperaturi ridicate activitatea invertazei este scăzută din cauza prezenţei unui inhibitor (*Fig. 15. 12.*). Ca urmare se produce o acumulare de 3–5 % glucoză, fruc-

toză şi zaharoză, care conferă gustul dulce caracteristic acestei deprecieri calitative.

Creşterea conţinutului de glucide solubile din tuberculi determină scăderea temperaturii de îngheţ şi din această cauză îndulcirea este considerată ca un proces de autoreglare, care permite tuberculilor să reziste la temperaturi coborâte.

Revenirea la gustul normal se poate realiza prin expunerea tuberculilor îndulciţi la temperaturi ridicate (ex. peste 10 °C), condiţii în care intensitatea respiraţiei este stimulată, iar glucidele simple sunt consumate în procesul de respiraţie.

Adaptarea la temperaturi coborâte a tuberculilor de cartof se realizează prin sinteza unui nou ARNm care codifică aproximativ 26 de polipeptide. Primele se formează după 1–3 zile de la expunerea la temperaturi coborâte, iar cele mai multe după 3–7 zile. Una dintre aceste polipeptide corespunde cu dehidrina care este sintetizată în condiţii de secetă (Berkel, ş.a., 1994).

Îngheţul se manifestă pe partea tuberculilor expusă la temperaturi coborâte, ce variază între –1,7 şi –2,3 °C, în funcţie de substanţa uscată solubilă din tuberculi.

Îngheţul uşor determină formarea unor cristale de gheaţă în spaţiile dintre celule, cristale ce constituie suprafeţe de condens pentru apa care provine din celule. În cele mai multe cazuri îngheţul uşor nu afectează grav ţesuturile. În cazul în care perioada de îngheţ se prelungeşte, cristalul de gheaţă poate să-şi mărească volumul astfel încât să determine perforarea pereţilor celulari.

Îngheţul puternic determină formarea cristalelor de gheaţă la interiorul celulelor, ceea ce provoacă distrugerea structurii lor şi în final brunificarea celulelor lezate. Din această cauză îngheţul puternic se manifestă sub forma unor zone brunificate, extinse, situate la exteriorul tuberculului.

Aprecierea gradului de afectare a membranelor plasmatice de către îngheţ se poate face prin măsurarea conductibilităţii electrice a ţesuturilor. Astfel, conductibilitatea electrică a ţesuturilor din tuberculii neînghеţaţi a fost de 414 μS/cm. După 24 ore de expunere a tuberculilor la temperatura de –2, –4 şi –6 °C, conductibilitatea electrică a ţesuturilor a crescut la 455, 1 627 şi, respectiv, 9 107 μS/cm (Burzo ş.a., 1987).

Ţesuturile afectate de îngheţul uşor, extracelular, la care structura membranelor plasmatice nu a fost afectată, pot resorbi apa rezultată din topirea cristalelor de gheaţă şi din această cauză nu prezintă

simptome de deprecieri calitative, dar au o activitate metabolică mai intensă.

Tuberculii expuşi la un îngheţ puternic, la care membranele plasmatice au fost perforate, pierd apa după dezgheţ. În mediu uscat ţesuturile se deshidratează, iar în mediu umed sunt invadate de microorganisme. Distrugerea compartimentării celulare favorizează activitatea tirozinazelor, care catalizează reacţiile de brunificare a ţesuturilor.

BIBLIOGRAFIE

Allen, E.J. – J. Agric. Sci. 1972, 89, 711–731.

Allen, E.J., Wurr, D.C.E. – Potato Res. 1973, 16, 10–20.

Alm, S.U.M., Murr, D.P., Kristof, L. – Potato Res. 1994, 39, 25–33.

Bandra, M.S. ş.a. – 79-th Annual Meeting of The Potato Assoc. of America. Calgary, 1994.

Basu, P.S., Minhas, J.S. – J. Exp. Biol. 1991, 42, 861–866.

Berg, G.H. ş.a. – Theor. Appl. Genet. 1996, 93, 307–316.

Berkel, J. ş.a. – Plant. Physiol. 1994, 104, 445–452.

Birch, J.A. ş.a. – J. Agric. Sci. 1967, 69, 13–24.

Bodlaender, K.B.A. – în Potato Research of Tomorow. Beekman şi Louwes edit. Wageningen, 1986.

Booth, A. – în The Growth of the Potato. Ivins şi Milthrope edit, Londra, 1963.

Borah, M.N., Milthrope, F.L. – Indian J. Plant. Physiol. 1962, 5, 53–72.

Borzenkova, R.A., Nefedova, O.A. – Fiziol. Rastenia. 1981, 28, 825–833.

Bouma, T.J. ş.a. – J. Exp. Bot. 1995, 46, 1185–1194.

Breyhan, T. ş.a. – Landbauforsch. Volkenrode. 1962, 12, 78–80.

Brisson, N. – Plant. Cell. 1989, 1, 559–566.

Bruisma, J., Swart, J.– Potato Res. 1970, 13, 29–40.

Bucur, E., Burzo, I. – Bolile, dăunătorii şi deranjamentele fiziologice ale legumelor depozitate, Bucureşti, 1971.

Burt, R.L. – Eur. Potato J. 1964, 7, 197–208.

Burton, W.G. – în The Growth of the Potato. Ivins şi Milthrope edit, Londra, 1963, 17–41.

Burton, W.G. – The Potato. Wageningen, 1966.

Burton, W.G. – Potato Res. 1974, 17, 113–137.

Burton, W.G. – Postharvest Physiology of Food Crops, Londra, New York, 1982.

Burzo, I. ş.a. – Lucrări ştiinţifice, ICPC Braşov, vol. XV, 1986, 173–179.

Burzo, I. – Fiziologia şi tehnologia păstrării produselor horticole, Bucureşti, 1986.

Burzo, I. ş.a. – Lucrări ştiinţifice, ICPC Braşov, vol. XVI, 1987, 217–223.

Burzo, I. ş.a. – Lucrări ştiinţifice, ICPC Braşov, vol. XVIII, 1988.

Campbell, M.D. ş.a. – Am. Potato J. 1976, 53, 431–441.

Cao, W., Tibbitts, T.W. – J. Plant. Nutr. 1991, 14, 525–537.

Carter, J.N., Bosma, S.M. – Agron. J. 1974, 66, 263–266.

Choi, D. ş.a. – Plant. Cell. 1992, 4, 1333–1344.

Claassen, P.A.M. ş.a. – Plant. Physiol. 1991, 95, 1243–1249.

Coleman, W.K., King, R.R. – Am. Potato. J. 1984, 8, 437–449.

Davidson, T.M.V. – Am. Potato. J. 1958, 35, 451–465.

Daisma, P.W., Watson, D.J. – Ann Appl. Biol. 1971, 69, 47–63.

De la Morena, I. ş.a. – Potato J. 1994, 71, 165–174.

Desjardins, A.E. ş.a. – J. Agric. Food Chem. 1995, 43, 2267–2272.

Dilley, R. – J. Sci. Food. 1969, 4, 518.

Dixon, H.H. – Nature. 1992, 110, 547–551.

Dizengremel, P. – în Potato Physiology. Li edit. New York, Londra, 1985, 60–109.

Dorobanţu, N. ş.a. – Lucrări ştiinţifice IANB, Seria A, vol. XXVII, 1984, 45–52.

Dorobanţu, N. ş.a. – Lucrări ştiinţifice IANB, Seria A, vol. XXX, 1987, 9–18.

Dorobanţu, N. ş.a. – Lucrări ştiinţifice IANB, Seria A, vol. XXXIV, 1991, 35–46.

Duncan, D.A., Ewing, E.E. – Ann. Bot. 1984, 53, 607–610.

Espelie, K.E. ş.a. – Plant. Physiol. 1986, 81, 487–492.

Flugge, U.I., Benz, R. – FEBS Letters. 1984, 169, 85–89.

Freyre, R. ş.a. – Theor. Appl. Genet. 1994, 89, 474–480.

Friedman, M., Dao, L. – J. Agric. Food Chem. 1992, 40, 419–423.

Friedman, M. – J. Agric. Food Chem. 1997, 45, 1523–1540.

Frier, V. – J. Exp. Bot. 1977, 28, 999–1007.

Frommer, W.B., Sonnewald, U. – J. Exo. Bot. 1995, 287, 587–607.

Furman, D. ş.a. – J. Agric. Sci. 1991, 117, 61–64.

Gallant, D. ş.a. – Die Starke. 1972, 24, 116–123.

Ganal, M.V. ş.a. – M.G.G. Mol. Gen. Genet. 1991, 225, 501–509.

Gebhardt, C. ş.a. – în Agvances in cellular and molecular biology of plant. Vasil şi Phillips edit., New York. 1992.

Gifford, R.M., Moorby, J. – Eur. Potato J. 1967, 10, 235–238.

Goodwin, P.B. – J. Exp. Bot. 1967, 18, 78–86.

Goodwin, P.B. ş.a. – J. Agric. Sci. 1969, 73, 167–176.

Gray D. – Potato Res. 1973, 16, 80 – 84.

Gruber, E. ş.a. – Microscopica Acta. 1972, 72, 189–200.

Gunasena, H.P.M. – Studies of the growth on potato with particular reference to the efficient use of nitrogen and potasium. Ph. D. Thesis Reading Univ., 1969.

Gunasena, H.P.M., Harris, P.M. – J. Agric. Sci. 1971, 76, 33–52.

Hardy, P.J., Norton, G. – New Phytol. 1968, 67, 139–143.

Harmey, M.A. ş.a. – Potato J. 1966, 9, 146–151.

Harris, P. – The Potato Crop. Londra, New York, Tokyo, Melburn, Madras, 1992.

Hayward, P. – The Structure of Economic Plants, New York, 1938.

Hemberg, T. – în Potato Physiology, Li edit. New York, 1985.

Henderson, P.F.J. – J. Bioenerg. Biomembr. 1990, 22, 525–569.

Hoff, J.E. – Hort. Sci. 1971, 6, 190.

Holliday, R. ş.a. – J. Agric. Sci. 1965, 64, 161–166.

Holzl, J., Baucher, E. – Oster. Bot. Ztschr. 1958, 105, 385–407.

Howard, H.W. – Genetics of the Potato, Londra, 1970.

Huber, S.C., Huber, J.L. – Plant. Physiol. 1992, 99, 1275–1278.

Hunter, J.H. – Transaction of the ASAE. 1985, 28, 1279–1283.

Ifenkwe, O.P. – Effects of row width and plant density on growth and development of two maincrop potato varieties. Ph. D. Thesis Univ. College of Wales, 1975.

Isherwood, F.A. – Phytochemistry. 1973, 12, 2579–2591.

Isherwood, F.A. – Proc 5-th Trienn. Conf. EAPR. Norwich, 1973, 156–157.

Isherwood, F.A., Burton, W.G. – Potato Res. 1975, 18, 98–104.

Isola, M., Franzoni, L. – Plant. Physiol. Biochem. 1993, 31, 657–666.

Itooker, W.J. ş.a. – Am. Potato J. 1973, 50, 151–161.

Ivins, J.D., Bremner, P.M. – Outlook on Agriculture. 1964, 4, 211–217.

James, D.W. ş.a. – Potato J. 1994, 71, 249–266.

Khoshnoodi, J. ş.a. – Eur. J. Biochem. 1996, 242, 148–155.

Kim, S.Y. ş.a. – Plant. Mol. Biol. 1994, 26, 603–615.

Kislyakova, T.E. ş.a. – Fiziol. Rastenia. 1967, 14, 5–14.

Klopfer, K. – Z. Pfl. Zucht. 1965, 53, 67–87.

Koda, Y. ş.a. – Plant. Cell Physiol. 1988, 29, 1047–1051.

Koda, Y., Kikuta, Y. – Plant. Cell Physiol. 1994, 35, 751–756.

Kolattukudy, P.E. – Can. J. Bot. 1989, 62, 2918–2933.

Korableva, N.P. ş.a. – în Plant. Growth Regulation Proc. 2 nd Int. Symp. Sofia, 1977, 224–227.

Korableva, N.P. ş.a. – Fiziol. Rastenia. 1980, 27, 585–591.

Kryte, N. – Eur. Potato J. 1962, 5, 316–333.

Kumar, D., Wareing, P.F. – New Phytol. 1972, 73, 833–840.

Kumar, G.N.M., Knowles, N.R. – Plant. Physiol. 1993, 102, 115–124.

Kuroki, G., Conn, E.E. – Plant. Physiol. 1988, 86, 895–898.

Lange, H. – Planta. 1970, 90, 119–132.

Laties, G.G. – Ann Rev. Plant. Physiol. 1982, 33, 519–555.

Lemoine, R. ş.a. – Plant. Cell Environ. 1996, 19, 1124–1131.

Lesczynski, D.B., Tanner, C.B. – Am. Potato J. 1976, 53, 69–78.

Leshem, B., Clowes, F.A.L. – Ann. Bot. 1972, 36, 67–91.

Levy, D. ş.a. – Potato Res. – 1993, 36, 335–340.

Lovell, P.H., Booth, A. – New Phytol. 1969, 66, 523–537.

Mackerron, D.K.L., Waister, R.D. – Agric. For. Meteorol. 1985, 34, 241–252.

Marinos, N.G. – Protoplasma, 1965, 60, 31–33.

Marinos, N.G. – J. Ultrastruct. Res. 1967, 17, 91–113.

McArthur, D.A.J., Knowles, N.R. – Plant. Physiol. 1992, 100, 341–351.

McArthur, D.A.J., Richard, N. – 79-th Annual Meeting of The Potato Assoc. of America. Calgary, 1994.

Midmore, D.J., Prage, R.K. – Ann. Bot. 1992, 69, 13–20.

Milborrow, B.V. – Planta. 1967, 76, 93–113.

Milthrope, F.L., Moorby, J. – An introduction in crop physiology, Cambridge, 1974.

Mokrousova, A.T., Nakrasova, G.F. – Fiziol. Rastenia. 1977, 24, 458–465.

Mokrousova, A.T. ş.a. – Fiziol. Rastenia. 1973, 20, 1191–1197.

Mokrousova, A.T. – în Mezostructura i functsionalnaia activnosti fotosinteticeskogo aparata.Moscova, 1981, 5–30.

Moll, A. – Biochem. Physiol. Pflanzen. 1970, 161, 74–90.

Moorby, J. – Eur. Potato J, 1967, 10, 189–205.

Moorby, J. – Ann. Bot. 1968, 32, 57–68.

Moorby, J., Milthrope, T.L. – în Crop Physiology. Evans edit. Cambridge, Londra, New York, Melburne, 1978.

Morris, D.A. – Eur. Potato J. 1966, 9, 69–85.

Muday, G.K., Herrmann, K.M. – Plant. Physiol. 1992, 98, 496–500.

Navaux, M. – Plant. Cell Physiol. 1994, 35, 757–766.

Niculescu, F., Burzo, I. – Lucrări ştiinţifice ICPVILF Bucureşti, 1984, vol. XV, 163–169.

Oba, K. ş.a. – Plant. Cell Physiol. 1994, 35, 473–478.

Ordentlich, A. ş.a. – Plant. Physiol. 1991, 97, 1545–1550.

Ottone, S. – La malattie della potato. Roma, 1948.

Oslund, C.R., Li, P.H. – Potato Res. 1972, 15, 32–40.

Palmer, C.E., Smith, O.E. – Plant. Cell Physiol. 1970, 11, 303–314.

Pelacho, A.M., Mingo-Costel, A. – Plant. Physiol. 1991, 97, 1253–1255.

Pereira, M.F.A., Valio, F.B. – Plant. Growth Reg. 1984, 2, 41–47.

Peterson, R.L., Barker, W.G. – Bot. Gaz. 1979, 140, 398–406.

Peterson, C.A. ş.a. – Am. Potato J. 1981, 58, 575–584.

Plaisted, P.H. – Plant. Physiol. 1957, 32, 445–453.

Pratella, G.C., Biondi, G., Menniti, A.M. – Le alterazioni di mercato delle patata, Bologna, 1976.

Pressey, R., Shaw, R. – Plant. Physiol. 1966, 41, 1657–1661.

Pressey, R. – Plant. Physiol. 1969, 32, 445–453.

Pressey, R. – Amer. Potato J. 1970, 47, 245–251.

Pruvot, G. ş.a. – Planta. 1996, 189, 471–479.

Rappaport, L., Wolf, N. – în Dormancy and Survival. Symp. Soc. Exp. Biol. 1969, 23, 219–240.

Rees, T. – în The Biochemistry of Plants, vol. III, Preiss edit., Londra, New York, 1980, 1–42.

Reeve, R.M. ş.a. – Am. Potato J. 1969, 46, 361–373.

Reeve, R.M. ş.a. – Am. Potato J. 1970, 47, 148–162.

Reeve, R.M. ş.a. – Am. Potato J. 1973, 50, 49–57.

Rhodes, M.J.C., Woltorton, A.S.C. – în Biochemistry of Wounded Plant. Tissues. Kahl edit., Berlin, 1978, 243–286.

Ross, H.A., Davies, H.V. – Plant. Physiol. 1992, 98, 287–293.

Sadler, E. – Factors influencing the development of sprouts of the potato. Ph. D. Thesis. Univ. Nottingham, 1961.

Scaramella Petri, P. – Agric. Ital. 1963, 12, 481–490.

Sharpe, P.R., Dent, J.B. – J. Agric. Sci. 1968, 70, 123–129.

Shih, C.Y., Rappaport, L. – Plant. Physiol. 1971, 48, 31–35.

Simko, I. – Plant. Growth Regul. 1994, 13, 73–77.

Slater, J.W. – în The Growth of the Potato. Ivns şi Milthrope edit, Londra, 1963.

Smith, O.E, Rappaport, L. – Amer. Potato J. 1969, 46, 185–191.

Smith, O.E., Palmer, C.E. – Physiol. Plant. 1970, 23, 599–606.

Smith, B.G., Rubery, P.H. – Plant. Cell and Envir. 1981, 4, 377–381.

Soliday, C.L. ş.a. – Plant. Physiol. 1978, 61, 170–174.

Solomos, T. – Ann. Rev. Plant. Physiol. 1977, 28, 279–297.

Souci, S.W., Fachmann, W., Kraut, H. – Die Zusammensetzung der Lebensmittel, Stuttgart, 1981.

Stark, R.E. ş.a. – Plant. Physiol. 1994, 104, 527–533.

Stevens, L.H., Davelaar, E. – Phytochemistry. 1996, 42, 941–947.

Sussex, I.M. – Phytomorphology. 1955, 5, 253–273.

Taylor, C.E. – Ann. Appl. Biol. 1953, 40, 778–788.

Theologis, A., Laties, G.G. – Plant. Physiol. 1978, 62, 232–237.

Thomas, P. – Potato Res. 1982, 25, 155–164.

Tripathi, P.K., Kahl, G. – Biochem Biophys. Res. Comm. 1982, 106, 1218–1225.

Tsay, J.S., Kuo, C.G. – Physiol. Plant. 1980, 48, 460–462.

Tsuno, Y. – Bull. Fac. Agr. Tuttori Univ. 1977, 29, 89–95.

Tsutsumi, F.V. ş.a. – Rivista latinoamericana di Microbiologia. 1972, 14, 153–164.

Tuan, D.Y.H., Bonner, J. – Plant. Physiol. 1964, 39, 768–774.

Van Bel, A.J.E. – Plant. Physiol. Plant. Mol. Biol. 1993, 44, 253–281.

Van Es, A., Hartmans, K.J. – Eur. Potato J. 1969, 12, 59–63.

Van Hersum, M.K. – Potato Res. 1992, 35, 261–269.

Vos, J., Groenwold, J. – Pl. Soil. 1986, 94, 17–33.

Wareing, P.F., Jennings, A.M.V. – în Plant. Growth Substances. Skoog edit., Berlin, 1979.

Watson, D.J., Wilson, J.H. – Ann App. Biol. 1956, 44, 390–409.

Westermann, D.T. ş.a. – Potato J. 1994, 71, 417–432.

Biblioteca Centrală Universitară
BIBLIOTECA DE BIOLOGIE
Cota veche | Preţul

Redactor: *Ala Rusnac*
Corectori: *Mariana Belenciuc, Elena Pistrui*
Tehnoredactor: *Nina Duduciuc*
Machetare computerizată: *Vitalie Eşanu*

Coli edit. 26,5 Coli de tipar conv. 28,0
Comanda nr. 1320

Întreprinderea Editorial-Poligrafică ***Ştiinţa***
str. Academiei, 3; MD 2028, Chişinău, Republica Moldova
Tel. (3732) 73-96-16; 73-97-50. Fax (3732) 73-96-27

Firma Editorial-Poligrafică ***Tipografia Centrală,***
str. Florilor 1, or. Chişinău, MD 2068, Republica Moldova
Departamentul Activităţi Editoriale,
Poligrafie şi Aprovizionare cu Cărţi

BCU IA SCIENTIFIC UNIVERSITY LIBRARY

BCU IAS/CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

BCU IASI/CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

BCU IASI/CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY

ȘTIINȚA

BCU IAȘI/CENTRAL UNIVERSITY LIBRARY